Biologisches Zentralblatt

[redacted]

Biologisches Centralblatt.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung

von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**
Professoren in München,

herausgegeben

von

Dr. J. Rosenthal,
Professor der Physiologie in Erlangen.

Siebenundzwanzigster Band.

1907.

Mit 155 Abbildungen und zwei Tafeln.

Leipzig.
Verlag von Georg Thieme.
1907.

K. b. Hof- und Universitätsbuchdruckerei von Junge & Sohn in Erlangen

Inhaltsübersicht

des

siebenundzwanzigsten Bandes.

O = Original; *R* = Referat.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik — Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark. Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

XXVII. Bd. 1. Januar 1907. № 1.

Studien über die Wasserversorgung der Pflanzen.

Von A. **Ursprung**.

Meine bisherigen Untersuchungen[1]) führten mich zum Schlusse, dass bei meinen Versuchspflanzen lebende Zellen am Saftsteigen beteiligt sind. Schon die ersten Versuche hatten gezeigt, dass die Funktion der lebenden Zellen eine verschiedene sein kann und es geht aus der Geschichte des Problems des Saftsteigens zur Genüge hervor, wie schwierig die genauere Ermittlung dieser Funktionen ist. Um nun die Frage nach der Art und Weise der Tätigkeit der lebenden Zellen zu fördern, scheint es mir zweckmäßig, denselben Weg zu verfolgen, den ich schon früher eingeschlagen hatte. Es sollen zuerst die a priori denkbaren Möglichkeiten aufgestellt und diese dann an Hand der vorliegenden Tatsachen geprüft werden. Mit dieser Methode glaube ich am ehesten eine Übersicht über die komplizierten Verhältnisse zu erlangen und zugleich auch der Kritik die Aufdeckung allfälliger Fehler zu erleichtern.

Von der Ansicht ausgehend, dass sich unsere Frage erfolgreicher wird behandeln lassen, wenn man neben der Leitung auch

1) A. Ursprung, Untersuchungen über die Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen. Beitr. z. Bot. Centralbl. 1904, p. 147. — Ders., Die Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1906, p. 503. — Ders., Über die Ursache des Welkens. Beitr. z. Bot. Centralbl. 1906.

die Aufnahme und Abgabe des Wassers studiert, wurde der zu behandelnde Stoff in die folgenden drei Hauptabschnitte geteilt.

I. Aufnahme des Wassers und der gelösten Stoffe durch die absorbierenden Teile der Wurzel, Wanderung durch die Wurzelrinde und Abgabe an die Leitungsbahnen.

II. Bewegung des Wassers und der gelösten Stoffe durch das Blattparenchym und Abgabe des Wassers an die Luft.

III. Wanderung des Wassers und der gelösten Stoffe von der Stelle der Aufnahme in die Leitungsbahnen bis zur Stelle der Abgabe aus denselben.

I. Aufnahme des Wassers und der gelösten Stoffe durch die absorbierenden Teile der Wurzel, Wanderung durch die Wurzelrinde und Abgabe an die Leitungsbahnen.

Es handelt sich hier darum, zu untersuchen, inwieweit sich die genannten Vorgänge der Aufnahme, Wanderung und Abgabe des Wassers und der gelösten Stoffe rein physikalisch erklären lassen.

1. Aufnahme des Wassers und der gelösten Stoffe und Wanderung bis zu den Leitungsbahnen.

a) Aufnahme und Bewegung des Wassers.

Am einfachsten gestaltet sich der Wasseraustausch bei einer isolierten, allseitig von wässeriger Lösung umgebenen Zelle. Aus rein physikalischen Gründen werden hier das Wasser und die gelösten Stoffe sich zu bewegen streben[1]), sobald und solange das Diffusionsgleichgewicht gestört ist. Eine solche Störung kann hervorgerufen werden durch Verschiedenheiten der Konzentration bezw. des osmotischen Wertes oder der Temperatur[2]). Bei semipermeabeln Membranen kann der Gleichgewichtszustand auch durch Aufhebung oder Herstellung der Permeabilität[3]) aufgehoben werden.

Da Membran und Plasma für Wasser permeabel sind, so muss die Zelle so lange Wasser aufnehmen, bis der Gegendruck der Membran nicht mehr überwunden werden kann[4]) oder bis der

1) „Streben", weil eine auf Ausgleich hinzielende Kraft auch dann vorhanden ist, wenn infolge eines Hindernisses der Ausgleich nicht erfolgen kann.

2) Ludwig, Wien. Akad. Ber. 20, 1856; Soret, Arch. des sc. phys. et natur. 1879. In Wirklichkeit sind die Temperaturdifferenzen so gering, dass sie übergangen werden können.

3) Veränderungen in diesem Sinne sind experimentell nachgewiesen von Nathanson (Jahrb. f. wiss. Bot. 1903, Bd. 38 und 1904, Bd. 39). Der Einfluss der Temperatur bezieht sich nach van Rysselberghe (Recueil de l'Inst. Bot. de Bruxelles, Tome V, 1902) nur auf die Geschwindigkeit der Wanderung und nicht auf die Gesamtmenge des wandernden Stoffes.

4) Ist die Widerstandsfähigkeit der Membran gering genug und eine ausreichende Menge osmotisch wirksamer Substanz im Innern, so kann die Wasseraufnahme bis zum Sprengen der Membran erfolgen.

osmotische Wert des Zellinhaltes gleich ist dem der umgebenden Lösung. Die Zelle muss Wasser abgeben, wenn der Gegendruck der Membran größer ist als der osmotische Druck oder wenn der osmotische Wert der umgebenden Lösung größer ist als derjenige des Zellinhaltes. Somit lässt sich der Ein- oder Austritt von Wasser qualitativphysikalisch erklären, wenn eine entsprechende Störung des osmotischen Gleichgewichtes nachgewiesen werden kann und wenn die Membran die nötigen elastischen Eigenschaften besitzt.

Das Wurzelhaar grenzt zum Teil an den Boden, zum Teil an die benachbarten Parenchymzellen; da unter gewöhnlichen Umständen der osmotische Wert der Bodenlösung kleiner ist als der des Zellsaftes, so wird die Absorption von Wasser durch das Wurzelhaar ganz oder zum größten Teile aus dem Boden erfolgen. Diese Aufnahme muss, bei Vorhandensein der notwendigen osmotischen Betriebskraft, nach rein physikalischen Gesetzen vor sich gehen; das wichtigste aber, die Erzeugung und Erhaltung dieser Kraft ist in doppelter Hinsicht an die Lebenstätigkeit gebunden, in Beziehung auf die Herstellung der osmotisch wirksamen Substanz sowohl als auch der Semipermeabilität. Die physikalische Erklärbarkeit der Wasseraufnahme ist somit eine eng beschränkte, sie hört da auf, wo die Hauptsache beginnt.

Die benachbarten Rindenzellen werden dem Wurzelhaar Wasser entziehen, wenn ihr Zellsaft einen höheren osmotischen Wert besitzt und der Gegendruck der Membran nicht zu groß ist. Ähnlich verhalten sich alle zwischen Wurzelhaar und Gefäß gelegenen Zellen der Wurzel. Wenn also der osmotische Wert des Zellsaftes der Parenchymzellen von den Wurzelhaaren bis zu den Gefäßen hin zunimmt, so ist die Wasserwanderung durch die Wurzelrinde, unter der vorhin genannten Einschränkung, qualitativphysikalisch verständlich. Da noch nicht experimentell untersucht wurde, ob diese Forderung tatsächlich erfüllt ist, so lässt sich zurzeit auch nicht sagen, ob eine physikalische Erklärung auf diesem Wege gegeben werden kann. Wir werden später sehen, dass wir zur Erklärung der Salzwanderung durch Diffusion ein Gefälle annehmen müssen, das dem zur Wasserwanderung erforderlichen entgegenläuft; bei dem ersten liegt das Minimum im Zentrum der Wurzel, bei dem zweiten in der Peripherie. Unmöglich ist das gleichzeitige Bestehen beider Gefälle nicht, da diese durch verschiedene Stoffe hervorgerufen werden können; entscheidend wirkt auf die Wasserbewegung ihr Größenverhältnis, das, je nachdem es größer oder kleiner als Eins ist, eine Bewegung in zentrifugaler oder zentripetaler Richtung hervorzurufen strebt. Der Einfluss der Temperatur ist ein relativ so geringer, dass den kleinen, event. vorkommenden Differenzen keine Bedeutung für die in Frage stehende Wasserwanderung zukommen kann.

Ein Wassertransport ist nun aber nicht nur dadurch zu erreichen, dass jede Zelle der vorausgehenden Wasser entzieht, sondern auch dadurch, dass jede Zelle in die darauffolgende Wasser einpumpt. Eine solche Pumpwirkung kann auf ebenso mannigfache Art zustande kommen wie das Bluten und soll später, bei der Behandlung der Wasserabgabe an die Gefäße besprochen werden.

Endlich muss eine Filtrationsbewegung des Wassers durch ein eingeschaltetes Gewebe erfolgen, sobald auf den beiden Seiten des Gewebes eine Druckdifferenz von genügender Größe vorhanden ist. In der Außenlösung steht das Wasser unter Atmosphärendruck[1]), während in den sekundären (nicht in den primären) Gefäßen der Wurzel nach Strasburger[2]) häufig ein negativer Druck sich findet. Ob diesen Druckdifferenzen in gewissen Fällen ein Einfluss zukommt, ist durch spezielle Untersuchungen zu ermitteln; jedenfalls beweist aber das Bluten der Wurzelstöcke, dass die genannten Druckdifferenzen keine allgemeine Bedeutung haben können, da sie ja in dem eben erwähnten Falle in umgekehrtem Sinne verlaufen.

Zusammenfassend können wir sagen, dass zurzeit keine Tatsachen vorliegen, die eine qualitative Erklärung der Wasserwanderung durch die Wurzelrinde auf rein physikalischem Wege ausschließen, dass aber andererseits die Verhältnisse noch viel zu wenig bekannt sind, um entscheiden zu können, ob eine solche Erklärung zutreffend ist.

Eine tiefere Einsicht dürfte durch das Studium der quantitativen Verhältnisse zu erzielen sein. Wenn die Bewegung des Wassers durch die Wurzelrinde ein reiner Diffusionsvorgang ist, dann kann sie natürlich nur verhältnismäßig sehr langsam vor sich gehen. Dies zeigen die Berechnungen Stefan's[3]) sehr deutlich, denen die Versuche von Graham[4]) zugrunde liegen. Hiernach braucht 1 mg NaCl 319 Tage, um sich aus einer 10%igen Lösung durch Diffusion 1 m weit im Wasser fortzubewegen; für Rohrzucker sind hierzu, ceteris paribus, 2 Jahre und 7 Monate, für Eiweiß 14 Jahre nötig. Wenn sich auf dem Boden eines Zylinders eine NaCl-Lösung befindet, die 10 g Salz enthält und eine Höhe von 0,005 cm erreicht,

---

1) Wenigstens trifft dies zu für Wasserkulturen. In den Kapillarsystemen des Bodens können Jamin'sche Ketten entstehen, die natürlich eine beträchtliche Reduktion des Luftdruckes herbeizuführen imstande sind.

2) Strasburger, Leitungsbahnen, p. 716.

3) Stefan, Über die Diffusion der Flüssigkeiten. Sitz.-Ber. d. Wien. Akad. Bd. 79, Abt. II, 1879, p. 161.

4) Graham, Anwendung der Diffusion der Flüssigkeiten zur Analyse. Ann. d. Chem. u. Pharm. Bd. 121, 1862.

so sind — nach den Tabellen Stefan's[1]) — 7 Sek. nötig, damit 1 mg NaCl sich in das angrenzende Wasser auf eine Strecke von 0,05 cm bewegt. Wenn die verwendete NaCl-Lösung 10% war, so musste der Querschnitt des Versuchszylinders einen Flächeninhalt von 20000 cm^2 besitzen[2]). Stellen wir uns vor, diese Lösung finde sich in 0,005 cm dicker Schicht in der inneren Partie der 0,05 cm dicken Wurzelrinde, so würde etwa 1 mg NaCl[3]) in 7 Sekunden durch die Rinde nach außen treten. Umgekehrt ca. 1 mg Wasser von außen nach innen hin die Rinde durchwandern können. Damit ein in der inneren Wurzelrinde befindlicher Zylindermantel den verlangten Flächeninhalt von 20000 cm^2 besitzen kann, muss der absorptionsfähige Teil der Wurzeln mindestens 1 km lang sein. Unter diesen Voraussetzungen werden dann in 7 Sek. 1 mg und, falls die Diffusionsbedingungen dieselben bleiben, in 1 Tag ca. 13000 mg = 13 cm^3 transportiert. Vergleicht man damit die pro Tag transpirierte Wassermenge, die für die Sonnenblume 1 l, für große Bäume aber mehrere 100 l betragen kann, so ist leicht ersichtlich, dass hier keine Proportionalität herrscht. Wenn auch die Gesamtlänge aller Wurzeln nach den vorliegenden Schätzungen oft bedeutend mehr als 1 km erreichen kann, so ist dabei eben die gesamte Länge in Betracht gezogen, während wir oben nur die äußersten absorptionsfähigen Spitzen berücksichtigten. Wie wenig auch durch eine starke Steigerung der Wurzellänge erreicht würde, ist hieraus leicht ersichtlich. Rascher würde der Transport bei einer dünneren Wurzelrinde vor sich gehen. Wenn wir aber auch die Rindendicke auf die Hälfte des oben genannten Wertes reduzieren, so erfolgt die Wanderung doch nur ca. 7mal rascher[4]), wodurch das Missverhältnis in nur ganz unwesentlichem Maße gebessert wird. Zudem war bei der oft relativ beträchtlichen Länge der Wurzelhaare die erste Annahme der Rindendicke eher zu niedrig

1) Nehmen wir die Höhe (h) einer Schicht zu 0,0025 cm an, so enthält die Strecke von 0,05 cm 20 Schichten, wofür die Stefan'sche Tabelle den Wert

$$\frac{h}{2\sqrt{kt}} = 0{,}14 \text{ ergibt. Hiernach ist } kt = \frac{1}{12544} \text{ Tage} = \text{ca. } 7 \text{ Sek.}$$

2) Da die Lösung 10% ist, so müssen, damit sie 10 g NaCl enthält, 100 cm^3 vorhanden sein; die Höhe der Lösung beträgt 0,005 cm, woraus sich dann die Querschnittsfläche zu $\frac{100}{0{,}005} = 20000$ cm^2 berechnet.

3) Es handelt sich hierbei natürlich nur um rohe Annäherungswerte. Da es uns vor allem darauf ankommt, die maximale Geschwindigkeit zu ermitteln, die auf diese Weise erreichbar ist, so dachten wir uns an Stelle der Wurzelzellen reines Wasser.

4) $\frac{h}{2\sqrt{kt}} = 0{,}34$; h = 0,0025; Schichtenzahl = 10.

als zu hoch gegriffen. Auch die Größe des Wassertransportes, die wir gleichmäßig über den ganzen Tag verteilten, muss natürlich zu den Zeiten stärkster Transpiration noch viel bedeutender sein, so dass dann eine noch raschere Wanderung nötig ist. Ferner finden wir in der Wurzel statt NaCl andere, meist viel langsamer diffundierende Stoffe und die Konzentrationsdifferenzen sind in Wirklichkeit bedeutend kleiner. Trotzdem also die durch Diffusion hervorgerufene Bewegung lange nicht ausreicht, so waren doch die Voraussetzungen viel günstiger als sie in der Natur realisiert sein können. Eine wesentliche Änderung dieses Resultates wäre durch Plasmaströmungen zu erzielen; nach neueren Untersuchungen entstehen diese aber häufig erst bei der Präparation und können daher für die Wasserbewegung durch die Wurzelrinde wenigstens keine allgemeine Bedeutung haben.

Würde die Diffusion allein als bewegende Kraft wirken, dann hätte auch die starke Oberflächenvergrößerung, wie sie durch die Wurzelhaare erzielt wird, keine so große Bedeutung mehr. Die ausnutzbare Bodenpartie würde allerdings vergrößert, aber die Ausnutzungsfähigkeit wäre doch eine recht beschränkte; denn jedes an irgendeiner Stelle des Wurzelhaares aus dem Boden aufgenommene Wassermolekel verdünnt dort den Zellsaft und verlangsamt dadurch die Diffusion des weiter gegen die Spitze zu absorbierten Wassers. Wird aber durch irgendwelche Einrichtungen eine rasche Ableitung des aufgenommenen Wassers ermöglicht, dann erscheint natürlich die Oberflächenvergrößerung durch die Wurzelhaare in einem viel günstigeren Lichte.

Wenn, wie das aus dem vorigen hervorgeht, durch Diffusion, Plasmastörung und Druckfiltration der faktisch stattfindende Wassernachschub nicht ermöglicht wird, dann muss man auch den Rindenzellen der Wurzel Blutungstätigkeit zuschreiben[1]). Über die physikalische Erklärbarkeit des Blutens wird bei der Abgabe des Wassers an die Leitungsbahnen gesprochen werden.

Ein experimenteller Beweis für die direkte Beteiligung der Lebenstätigkeit an dem Transport des Wassers durch die Wurzelrinde ist durch Abtöten der Wurzel nicht zu erbringen; denn eine indirekte Beteiligung durch Erhaltung der Semipermeabilität und des osmotischen Gefälles ist selbstverständlich und es kann daher das nach dem Abtöten der Wurzeln eintretende Welken sowohl eine direkte — durch die Ausschaltung einer vitalen Pumpwirkung bedingte — als auch eine indirekte Folge der mangelnden Lebenstätigkeit sein. Auch die Versuche Kosaroff's, nach welchen die Wurzel schon vor der Tötung, bei Herabsetzung der Lebenstätigkeit, weniger Wasser aufnimmt, bringen keine experimentelle Ent-

1) Die Bedeutung der Kohäsion wird später besprochen werden.

scheidung, da eben immer die Möglichkeit einer indirekten Einwirkung besteht[1]).

Endlich ließe sich auch die Annahme machen, das Wasser bewege sich ganz oder zum größten Teil in den Zellwänden. Es dürfte genügen, darauf hinzuweisen, dass die Erklärung einer solchen Wasserbewegung in teleologischer und kausalmechanischer Hinsicht auf noch viel größere Schwierigkeiten stößt als die vorige.

b) Aufnahme und Bewegung der gelösten Stoffe.

Es ist selbstverständlich, dass die Hautschicht für die Nahrungsstoffe durchlässig sein muss; ein Zweifel kann nur darüber bestehen, in welcher Bindung dieselben aufgenommen werden. Wenn man auch häufig wird annehmen dürfen, dass die Aufnahme in derselben Bindung erfolgt wie die Darbietung, so ist dies jedenfalls bei jenen Zellen, die Säuren ausscheiden, nicht mehr ohne weiteres zulässig. Eine andere Komplikation liegt in dem Umstande, dass die Permeabilitätsverhältnisse für einen bestimmten Stoff bei verschiedenen Zellen verschieden sein können und sogar bei ein und derselben Zelle nicht immer gleich zu sein brauchen[2]).

Dass die Semipermeabilität als solche eine physikalische Erklärung finden muss, zeigen die Niederschlagsmembranen. Die Traube'sche Vorstellung von den Molekelsieben erwies sich sofort als unhaltbar, als die Durchlässigkeit für große Alkaloidmolekel und die gleichzeitige Undurchlässigkeit für kleinere Molekel bekannt war[3]). Neuerdings versucht man nach dem Vorgange von Nernst die Semipermeabilität auf Löslichkeitsverhältnisse zwischen der Hautschicht und dem wandernden Stoff zurückzuführen. Overton verglich die Hautschicht mit einem Cholesterinhäutchen, erzielte aber damit keine wesentliche Förderung in der Erklärung der Permeabilität, da die Wanderung der physiologisch wichtigsten Stoffe nicht aufgeklärt wurde. Denn wenn auch das Cholesterin für die Anilinfarben ein ähnliches Wahlvermögen besitzt wie die

1) Kosaroff, Einfluss verschiedener Faktoren auf die Wasseraufnahme, 1897. — Pfeffer, Pflanzenphysiologie Bd. I, p. 212.

2) Die Tatsache, dass aus lebenden Zellen der Zuckerrübe beim Eintauchen in Wasser kein Rohrzucker austritt und dass unterirdische Speicherorgane, die Glukose und andere Zuckerarten enthalten, keinen Verlust durch Abgabe an den Boden erleiden, beweist die Impermeabilität der betreffenden Hautschichten für die jeweiligen Zuckerarten. Die Fähigkeit mancher Blätter, aus verschiedenen Zuckerarten Stärke zu bilden, die Auswanderung des Zuckers aus den Reservespeichern, das Vorkommen von Zucker im Blutungssaft sind Beispiele dafür, dass die betreffenden Hautschichten für die jeweiligen Zuckerarten durchlässig sein müssen. Tatsachen, welche die Veränderung der Permeabilität an derselben Zelle beweisen, teilte Nathanson (l. c.) mit.

3) Overton, Über die osmotischen Eigenschaften der Zelle etc. Ztschr. f. physik. Chemie 22, 1897, p. 198, 205.

Plasmahaut, so verhält es sich doch dem Wasser, den Bodensalzen und Zuckerarten gegenüber verschieden, da diese bei der Wanderung Plasmahäute durchsetzen müssen, aber in Cholesterin unlöslich sind. Um die Durchlässigkeit für Wasser verständlich zu machen, nahm Overton später eine Imprägnation der Hautschicht mit Lecithin an, das Wasser aufnehmen kann. Nathanson[1]) zeigte aber, dass mit der Fähigkeit, Wasser aufzunehmen, die Eigenschaften des Cholesterins verloren gehen, weil dann neben den in Cholesterin löslichen auch die in Wasser löslichen Stoffe die Hautschicht passieren. Im Anschluss entwirft er dann selbst ein hypothetisches Bild der Plasmahaut, indem er sich die Interstitien zwischen den lebenden Plasmateilchen von Cholesterin (oder einem ähnlich wirkenden Stoff) ausgefüllt denkt. Nach dieser Vorstellung müssten die fettlöslichen Stoffe nach den bekannten Diffusionsgesetzen bis zur Herstellung des Gleichgewichtes durch die Wand treten, was mit den Beobachtungstatsachen übereinstimmt. Das Verständnis der Permeabilitätsverhältnisse ist aber bis jetzt durch solche Betrachtungen nicht wesentlich gefördert worden, denn das Hauptproblem bildet die Wanderung der fettunlöslichen Nahrungsstoffe durch die lebenden Plasmateilchen und solange man keine nähere Einsicht in diesen Mechanismus hat, bleibt die Kernfrage ungelöst. Wenn auch die Semipermeabilität der Niederschlagsmembranen rein physikalisch erklärbar sein muss, so braucht dies nicht notwendig für alle semipermeabeln Membranen zu gelten. Es ist nicht unmöglich, dass die Hautschicht mit anderen Mitteln etwas ähnliches erreicht wie eine Niederschlagsmembran, wie ja auch die durch die Schwerkraft hervorgerufene Krümmung einer Wurzel und eines Bleistabes in ganz verschiedener Weise vor sich geht. Da die Semipermeabilität der Hautschicht mit dem Tode verschwindet, so ist die Lebenstätigkeit jedenfalls nötig, um der Hautschicht jene physiko-chemischen Eigenschaften zu geben, an welche die Semipermeabilität gebunden ist. Die physikalischen Erklärungsversuche der Semipermeabilität begannen mit der Aufstellung von Hypothesen über die genannten physikalischen oder chemischen Eigenschaften; sie haben ihr Ziel erreicht, wenn eine befriedigende Hypothese gefunden ist. Das wichtigste aber, die Schaffung und Erhaltung dieser Eigenschaften, wird mit solchen Hypothesen gar nicht berührt. Die Lebenstätigkeit ist also nicht nur notwendig, um die Permeabilität zu verändern und komplizierte Regulationserscheinungen auszuführen, sie ist auch nötig, um in der Hautschicht einen bestimmten Zustand der Permeabilität zu erhalten. Die Vitalität beim Stoffaustausch durch das Plasma beginnt da, wo dieser anfängt.

1) Nathanson, Über die Regulation der Aufnahme etc. Jahrb. f. wiss. Bot. 1904, Bd. 39, p. 607.

Falls Zellwand und Plasma für einen Stoff permeabel sind, so muss derselbe aus rein physikalischen Gründen solange in eine isolierte Zelle einwandern, bis das osmotische Gleichgewicht erreicht ist[1]), auch die Auswanderung erfolgt bis zur Herstellung des osmotischen Gleichgewichtes[2]). Geht dagegen die Wanderung eines Stoffes vor sich, ohne dass entsprechende osmotische Kräfte wirksam sind, oder erfolgt sie sogar den vorhandenen osmotischen Kräften entgegen, wie dies Nathanson durch Experimente mit *Codium*[3]) und *Dahlia*[4]) nachgewiesen hat, so ist dies zurzeit rein physikalisch nicht zu erklären, so dass man sich genötigt sieht, ein direktes Eingreifen der Lebenstätigkeit anzunehmen.

Auch eine einseitige Permeabilität, d. h. die Fähigkeit, einer Haut einen Stoff nur in einer Richtung durchzulassen, nicht aber in der entgegengesetzten (z. B. Resorption des Dünndarms) ist an einer leblosen Haut nicht denkbar[4]); man muss sie auf eine Arbeitsleistung des lebenden Protoplasten zurückführen, welche die Bewegung der Molekeln oder Ionen in der einen Richtung nicht zulässt.

Die wenigen eingehenden Untersuchungen über den Salzaustausch haben bereits Tatsachen kennen gelehrt, welche zurzeit physikalisch nicht zu erklären sind und es ist bei der geringen Kenntnis, die wir auf diesem Gebiet besitzen, noch nicht zu sagen, ein wie großer Teil der Erscheinungen des Stoffaustausches, die man früher als einfache Diffusionsvorgänge auffasste, eine andere Erklärung finden muss. Es sei nochmals darauf hingewiesen, dass die Grenze für die physikalische Erklärbarkeit gewöhnlich ganz willkürlich gezogen wird. Es ist wohl richtig, dass bei dem jetzigen Stande unseres Wissens eine einseitige Permeabilität oder eine Wanderung entgegen den osmotischen Kräften physikalisch nicht erklärbar ist, aber dasselbe gilt auch für die Schaffung und Erhaltung der semipermeabeln Schicht. Die Lebenstätigkeit ist nicht nur herbeizuziehen, um die Wanderung eines Stoffes durch die Plasmahaut über das osmotische Gleichgewicht hinaus zu ermög-

1) Physikalisch ist die Sistierung der Einwanderung eines Salzes vor Erreichung der Konzentrationsgleichheit erklärbar, wenn im Zellsaft Salze mit einem gemeinsamen Ion vorhanden sind, da hierdurch die Löslichkeit verringert wird (Nathanson, 1903, p. 247). Geht die Einwanderung eines Stoffes scheinbar über das Konzentrationsgleichgewicht hinaus, so ist die Möglichkeit einer physikalischen Erklärung nicht ausgeschlossen, wenn sich der Stoff im Zellinnern in einem anderen Zustand findet, als in der Außenlösung. Man denke nur an die Zucker, die häufig als Monosaccharide wandern und als Di- oder Polysaccharide gespeichert werden.

2) Auch hier sind die entsprechenden, in Anm. 1 erwähnten Umstände zu berücksichtigen.

3) Nathanson, Über Regulationserscheinungen im Stoffaustausch. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 38, 1903, p. 276.

4) Nathanson, Über die Regulation der Aufnahme etc. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 39, p. 607.

4) Nathanson, l. c. 1903, p. 287.

lichen, sie ist ebenso notwendig, um dafür zu sorgen, dass die Wanderung bei vorhandenem Diffusionsgefälle unterbleibt. Es ist somit auch bei der sogen. physikalischen Erklärung der Salzwanderung von vornherein das wichtigste — die Schaffung und Erhaltung der Permeabilitätsverhältnisse und des Diffusionsgefälles — ausgeschlossen.

Eine Bewegung der Bodensalze vom Wurzelhaare bis zu den Leitungsbahnen wird auf physikalischem Wege stattfinden, wenn für die betreffenden Salze ein Diffusionsgefälle im Sinne einer Konzentrationsabnahme von der Peripherie gegen das Zentrum der Wurzel vorhanden ist. Ob dies in der Regel zutrifft, ob vor allem für gewöhnlich auch die geforderte Konzentrationsdifferenz zwischen der Außenlösung und den peripheren Wurzelzellen vorhanden ist, wäre erst noch experimentell nachzuweisen. Dagegen sind bereits Fälle bekannt, in welchen die genannte Konzentrationsdifferenz in umgekehrtem Sinne verläuft und wo dennoch keine Salze aus der Wurzel austreten; man denke nur an eine Wasserkultur, deren Wurzeln sich in reinem Wasser befinden[1]). Anderseits kennt man Fälle[2]), in denen die geforderte Konzentrationsdifferenz zwar besteht, aber dennoch keine Stoffaufnahme erfolgt (Nathanson, 1903 und 1904). Es sind das alles Erscheinungen, die entweder durch Permeabilitätsveränderungen oder durch direkte Arbeitsleistungen des Protoplasten erklärt werden müssen.

Sollten aber die geforderten Konzentrationsdifferenzen und vor allem auch die verlangte Konzentrationsabnahme sich finden, so würde sich dies einigermaßen verstehen lassen; denn wenn die lebenden Rindenzellen beständig kleine Mengen der Bodensalze in andere Verbindungen überführen, so muss mit der Anzahl der passierten Zellen auch der Gehalt des Wasserstromes an Bodensalzen abnehmen. Hiermit wäre jedoch selbst die qualitative Seite des Problems noch nicht erledigt. Die Versuche von Nathanson haben gezeigt, dass die Salzwanderung infolge von Permeabilitätsveränderungen vor Erreichung des Diffusionsgleichgewichtes aufhören kann. Hieraus folgt, dass selbst das Vorhandensein der genannten Konzentrationsabnahme die physikalische Erklärbarkeit der Salzwanderung nicht endgültig zu beweisen vermöchte. Ferner könnte auch das Vorhandensein von Salzen mit einem gemeinsamen Ion die Sistierung der Wanderung vor Erreichung der Konzentrationsgleichheit bedingen.

Neue Schwierigkeiten ergeben sich bei der quantitativen Erklärung. Geht die Salzwanderung durch die Wurzelrinde durch

1) Unter anderem liegen diesbezügliche Versuche von Wolf vor. Mayer, Agrikulturchemie, Bd. I, p. 392. Zum Teil mögen diese Resultate auf Verarbeitungen im Innern der Wurzel zurückgeführt werden.

2) Das Untersuchungsmaterial bestand allerdings nicht aus Wurzelhaaren.

Druckfiltration vor sich, so werden die Salze gleichsam von dem Wasserstrom mitgerissen und es kann dann aus der Nährsalzlösung wohl gleichviel oder weniger, niemals aber verhältnismäßig mehr Salz als Wasser aufgenommen werden. Nun geht aber aus Versuchen Wolf's[1]) hervor, dass unter einer gewissen, für verschiedene Salze verschiedenen Konzentration aus der Nährlösung relativ mehr Salz als Wasser absorbiert wird, so dass unter Umständen eine Lösung mit der Hälfte des Wasservolumens schon die ganze Salzmenge an die Pflanze abgegeben hat. Eine Bewegung durch Diffusion erfolgt um so rascher, je größer das Gefälle ist, da die Diffusionsgeschwindigkeit dem Unterschied der Konzentrationen proportional ist. Somit sollte, so lange die Lösung nicht schädigend einwirkt, die Salzaufnahme mit der Konzentration der Lösung wachsen. Wolf[1]) hat dagegen experimentell gefunden, dass eine Pflanze aus einer Nährlösung relativ um so mehr Salz aufnimmt, je verdünnter die Lösung ist. Ferner ist a priori klar, dass, wenn die Wanderung des Wassers durch Diffusion viel zu langsam erfolgt, eine noch raschere Salzbewegung schwerlich auf demselben Wege wird erklärt werden können. (Fortsetzung folgt.)

Der Einfluss der Temperatur auf die pulsierenden Vakuolen der Infusorien und die Abhängigkeit biologischer Vorgänge von der Temperatur überhaupt.

Von **Aristides Kanitz**.

I.

Das Erwärmen ist ein altes Hilfsmittel der Chemie, träge miteinander reagierende Stoffe zu Umsetzungen zu bringen. Einen tieferen Einblick in die dabei maßgebenden Verhältnisse hat jedoch erst das Studium des quantitativen Verlaufs chemischer Vorgänge gebracht, die Erkenntnis zu Tage fördernd, dass die Reaktionsgeschwindigkeit — unter welcher das Verhältnis zwischen der Änderung der Konzentration (Molen in Liter) und der dazu erforderlichen Zeit verstanden wird — durch Temperaturerhöhung ausnahmslos vergrößert wird.

Es ist dann wohl zuerst J. H. van 't Hoff gewesen, der darauf hinwies, dass die Erscheinungen eine allgemeinere numerische Regelmäßigkeit aufweisen und an der Hand des vorhandenen Versuchsmaterials zeigte, dass, wenn man mit k_t und k_{t+10} die bei zwei voneinander um 10^0 entfernten Temperaturen ermittelten Reaktionsgeschwindigkeiten bezeichnet, der Quotient $\frac{k_{t+10}}{k_t} = Q_{10}$

---

1) Ad. Mayer, Agrikulturchemie Bd. I, p. 392.

im allgemeinen sich zu rund 2 bis 3 ergibt; in Worten ausgedrückt: durch eine Temperaturerhöhung von 10° wird die Reaktionsgeschwindigkeit verdoppelt bis verdreifacht. Die seitherige Forschung zeigte, dass die Regel in dieser Weise für das Temperaturgebiet bis zu etwa 300° gilt, während zwischen 300° und 600°, Q_{10} nur noch ca. 1.5 beträgt und bei noch höheren Temperaturen wahrscheinlich noch kleiner wird; wie anderseits bei sehr tiefen Temperaturen (—80° bis —100°) nach einer Arbeit von Joh. Plotnikow[1]) auf 6 ansteigt. Eine größere Zahl die RGT-Regel bestätigenden, teilweise der jüngsten Literatur entnommenen Messungen hat ebenfalls Plotnikow zusammengestellt[2]). (Ich werde von jetzt ab für die fragliche Regel die Bezeichnung *RGT*-Regel = Reaktionsgeschwindigkeit-Temperaturregel gebrauchen.)

Es ist hervorzuheben, dass die RGT-Regel eine empirische, vorläufig nicht theoretisch begründbare ist[3]) und somit auch Abweichungen von ihr bekannt sind. So ist der Temperaturquotient photochemischer Reaktionen klein und auch durch die Gegenwart gewisser, die Reaktionsgeschwindigkeit ändernder Stoffe (Katalysatoren) können von der Norm abweichende Werte gefunden werden[4]). Die weitere Prüfung wird denn auch als eine wesentliche Aufgabe der chemischen Kinetik betrachtet.

In der letzten Zeit hat es sich ergeben, dass die RGT-Regel auch für verschiedene biologische Vorgänge zutrifft, indem bei diesen, als bei mittleren Temperaturen verlaufenden Vorgängen innerhalb weiteren oder engeren Temperaturgrenzen $Q_{10} = 2—3$ ist. Über die hierauf bezüglichen Arbeiten ist von L. Jost[5]) in diesem Centralblatt ein Bericht erstattet worden, auf welchen ich noch zurückkommen werde. Außer den dort erwähnten Arbeiten hat noch C. Snyder auf Veranlassung Jacques Loebs durch, an Streifen des Ventrikels der kalifornischen Schildkröte gemachten Beobachtungen festgestellt, dass auch für die Frequenz des Herzschlages zwischen 5° und 35° Q_{10} rund 2 ist[6]).

---

1) Reaktionsgeschwindigkeit bei tiefen Temperaturen. Zeitschr. f. physikal. Chem. **53**, 605—633, 1905.

2) Über eine Gesetzmäßigkeit in der chemischen Dynamik. Zeitschr. f. physikal. Chem. **51**, 603—608, 1905.

3) Außer der Reaktionsgeschwindigkeit wird nur noch der Dampfdruck so erheblich von der Temperatur beeinflusst. W. Ostwald hat auf diese Ähnlichkeit hingewiesen und auch die Möglichkeit eines Zusammenhanges erörtert (Grundriss der allgem. Chem. III. Aufl. 1899, S. 302, Fußnote).

4) Arthur Slator, Chemische Dynamik der Einwirkung von Chlor auf Benzol unter dem Einfluss verschiedener Katalysatoren und des Lichtes. Zeitschr. f. physikal. Chem. **45**, 513—556, 1903.

5) Über die Reaktionsgeschwindigkeit im Organismus. Dies Centralbl. **25**, 225, 1906.

6) Vergleiche Jacques Loeb, Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig 1906, S. 159 ff. — Nach dem eben erschienenen Referat

II.

Als ein weiterer derartiger Vorgang ergibt sich die rhythmische Größenveränderung der sogen. pulsierenden oder kontraktilen Vakuolen der Infusorien. Das zu zeigen bietet eine ältere, ausgedehnte Arbeit von M. J. Rossbach[1]) und eine unlängst erschienene Veröffentlichung von Albert Degen[2]) unausgenütztes Beobachtungsmaterial. Rossbach hatte die Abhängigkeit der Pulsfrequenz von der Temperatur an *Euplotes Charon*, *Stylonychia pustulata* und *Chilodon Cucullulus* beobachtet, Degen an *Glaucoma colpidium*. Bis auf *Chilodon* besitzen die untersuchten, sämtlich zu der Gruppe der Ciliaten gehörenden Infusorien nur je eine große, bezw. mittelgroße pulsierende Vakuole, *Chilodon* hat deren 3 bis 5 kleine.

Beide Untersucher bedienten sich als Zeitmesser eines Metronomes, dessen Schläge Sekunden anzeigten. Rossbach beobachtete die Erreichung des gleichen Stadiums (Systole) der Vakuole meistens an ein und demselben Infusor, wobei er die erstaunliche Konstanz der Pulsfrequenz unter gleichen Bedingungen hervorhebt (l. c. S. 213); Degen nahm die Beobachtung gleichzeitig an verschiedenen Individuen vor. Über die Temperaturbestimmung äußerte sich Rossbach dahin, dass er für sie nur eine relative Richtigkeit beanspruchen darf, in dem Sinne, dass die tatsächliche Temperatur in der feuchten Kammer meistens etwas niedriger als die abgelesene gewesen sein wird (l. c. S. 192). Bei Degen wird diese Frage ausführlicher nicht erörtert; es ist jedoch anzunehmen, dass die von ihm erzielte Temperaturgenauigkeit in Anbetracht der inzwischen vervollkommneten Messtechnik die Rossbach's erreicht haben wird. Diese erheblichere Unsicherheit der Temperaturangaben und der Umstand, dass die Dauer der „Perioden“ (die Pulszahl) nur auf Sekunden bestimmt werden konnte, bringt es mit sich, dass obzwar die Messungen für ein- bezw. zweigradig fortschreitenden Temperaturen mitgeteilt sind, doch nur Beobachtungsdaten, welche zu entfernteren Temperaturen gehören für die Berechnung von Q_{10} herangezogen werden können. Ich hebe jedoch ausdrücklich hervor, dass ich dazu aus dem Beobachtungsmaterial, nicht etwa besonders günstige Werte herausgesucht habe, und die Verwendung anderer, zu entsprechend voneinander entfernten Temperaturen gehörenden Werte zu ganz gleichartigen Ergebnissen führt.

Nr. 28 im Biophysikal. Centralbl. 2, Heft I, hat T. B. Robertson ebenfalls in J. Loeb's Laboratorium die gleiche Regelmäßigkeit auch für den Herzschlag von *Ceriodaphnia* (einer Crustacee) festgestellt.

1) Die rhythmischen Bewegungserscheinungen der einfachsten Organismen und ihr Verhalten gegen physikalische Agentien und Arzneimittel. Verhandl. d. physikal. mediz. Gesellsch. Würzburg. N.F. 2, 179—242, 1872.

2) Untersuchungen über die kontraktile Vakuole und die Wabenstruktur des Protoplasmas. Bot. Zeit. 63, Abt. 1, 163ff., 1905.

Diese Ergebnisse enthält die nachfolgende Tabelle, zu welcher nur bemerkt sein möge, dass ich, um zu zeigen, welch erhebliche Geschwindigkeitsunterschiede dieselbe Regel zusammenfasst, unter Pulsationsgeschwindigkeit die Werte anführe, welche sich ergeben, wenn man die beobachteten Pulszahlen auf die Pulszahl von 60 Sekunden als willkürliche Einheit bezieht.

Temperatur Grad	Pulszahl Sekunden	Pulsationsgeschwindigkeit	Quotient f. 10° Erhöhung (Q_{10})
	Euplotes Charon.		
5	61.5	0.98	
			1.65
10	48	1.25	
			1.7
20	28	2.15	
			1.6
24	23.5	2.55	
30	23	2.60	
	Stylonychia pustulata.		
5	18	3.3	
			1.65
10	14	4.3	
			2.15
20	6	10.0	
			1.8
27	4	15.0	
30	4	15.0	
	Chilodon Cucullulus.		
5	9	6.7	
			1.9
9	7	8.6	
			1.7
20	4	15.0	
25	4	15.0	
	Glaucoma colpidium.		
3	110	0.55	
			7
7	50	1.2	
			13
9	30	2.0	
			3.0
19	10	6.0	
			1.7
27	6.5	9.2	
30	5.5	10.9	

Wie man sieht, schwanken die Q_{10}-Werte bei den untersuchten Infusorien in der Tat für ein etwa 20°iges Temperaturintervall, um die geforderte Zahl 2 bezw. 3 herum (und zwar ist dieses der Fall: bei *Euplotes* von 5—24°, bei *Stylonychia* von 5—27°, bei *Chilodon* von 5—20° und bei *Glaucoma* von 9—27°). Das für biologische Vorgänge bezeichnende Ansteigen von Q_{10} unterhalb der Temperatur,

bei welcher die Regel für den betreffenden biologischen Vorgang zuzutreffen beginnt, tritt in der Tabelle allein bei *Glaucoma* in Erscheinung; was seinen Grund darin haben dürfte, dass bei den übrigen Untersuchungsobjekten dieser plötzliche Abfall der Pulsationsgeschwindigkeit bei tieferen als den zur Beobachtung gelangten Temperaturen eintritt. Nicht sehr entfernt höher, als die Temperaturen, bei welchen die Pulsationsgeschwindigkeit ihr Maximum erreicht, liegt die Tötungstemperatur der Organismen, jedoch schon etwas früher ist eine Schädigung durch die Wärme an veränderten Flimmer- und charakteristischen „Drehbewegungen" erkennbar.

Es ist sehr bemerkenswert, dass auch periodische Erscheinungen, wie beispielsweise die vorliegende keinesfalls etwas für die belebte Natur besonders kennzeichnendes sind. Vor einigen Jahren fand W. Ostwald, dass die Auflösung gewisser Chromsorten in Säuren, somit die damit verbundene Wasserstoffentwickelung periodisch erfolgt [1]) und auch der durch die Gegenwart gewisser Quecksilberflächen bewirkte Zerfall von Hydroperoxyd in Sauerstoff und Wasser, ist als eine derartige Erscheinung erkannt worden [2]). — Eine vollständige Theorie dieser Erscheinungen haben wir vorläufig nicht! Bredig und Weinmayr weisen in ihren diesbezüglichen Erörterungen darauf hin, dass das Phänomen anscheinend in heterogenen Systemen aufzutreten scheint und schreiben der Oberflächenspannung eine große Rolle zu. Bekanntlich hatte O. Bütschli seine vor längerer Zeit gegebene Theorie der pulsierenden Vakuolen ebenfalls auf die Oberflächenspannung basiert [3]). Ist auch diese Übereinstimmung eine rein äußerliche (was ausführlicher zu begründen hier zu weit führen würde), so wollte ich ihre Erwähnung doch nicht unterlassen.

Ohne den zahlreichen Erklärungsversuchen der pulsierenden Vakuolen eine neue hinzufügen zu wollen, geht meines Erachtens aus der mitgeteilten Tabelle (S. 14) hervor, dass die pulsierende Vakuole mit chemischen Vorgängen im Infusorienorganismus auf das engste verknüpft ist. Beweisend für diese Auffassung scheinen mir in erster Linie die Ergebnisse an *Glaucoma* zu sein, welche das Ansteigen von Q_{10} bei tieferen Temperaturen aufweisen. Die rein physikalischen Erklärungsversuche, wie osmotischer Druck, Oberflächenspannung u. s. w. vermögen kaum die erhebliche Abhängigkeit der Pulsationsgeschwindigkeit von der Temperatur, noch

1) Periodische Erscheinungen bei der Auflösung des Chroms in Säuren. Zeitschr. f. physikal. Chem. **35**, 33—77 und 204—257, 1900.

2) G. Bredig u. J. Weinmayr. Eine periodische Kontaktkatalyse. Zeitschr. f. physikal. Chem. **42**, 600—611, 1903.

3) H. G. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs. **1**, O. Bütschli, Protozoa. 3. Abt. Infusoria, S. 1432, 1887—1889.

weniger aber ihre sprunghafte Veränderung befriedigend zu erklären[1]); bei einer chemischen Auffassung der Erscheinungen dagegen wird die große Veränderlichkeit mit der Temperatur durch die RGT-Regel direkt gefordert und für die sprunghafte Änderung bietet die Annahme einer „Auslösung"[2]) keine Schwierigkeiten. Ehe ich auf letztere in Verbindung mit anderen Fragen etwas eingehe, möchte ich erwähnen, dass auch die Vermehrungsgeschwindigkeit der Infusorien der RGT-Regel zu entsprechen scheint[3]) und aus Rossbach's Beobachtungen noch folgende schöne Bestätigung ihrer Gültigkeit im Organismus mitteilen:

In einer Wasserstoffatmosphäre vermögen die Infusorien auf die Dauer nicht zu existieren. Bringt man Infusorien in eine solche Atmosphäre, so stellen sich mit der Zeit die Vorboten des Absterbens, die „Drehbewegungen" ein. Dazu ist bei 5—7° ein 50 minutenlanges Verweilen in Wasserstoff nötig, bei 16° genügen schon 10 Minuten und bei 23° sogar nur 5. — Q_{10} würde sich hieraus zu ca. 3.7 ergeben. Eine befriedigende Zahl, wenn man bedenkt, dass bei der Anstellung dieser, damals mehr nebensächlichen Beobachtungen sicher nicht mit den entsprechenden Kautelen vorgegangen worden ist, als wie wenn man gedacht hätte, dass sie später einmal noch rechnerische Verwertung finden würden[4]).

---

1) Man beachte z. B. die Schwierigkeiten, die Degen hat (l. c. 199), um die von ihm beobachtete Verzwanzigfachung der Pulsationsgeschwindigkeit von *Glaucoma* durch Erwärmen, vom Standpunkt seiner, in der Hauptsache osmotischen Theorie zu erklären.

2) Den Ausdruck nicht im Sinne Ostwald's genommen. Vgl. W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. **1**, 9, 1897, Fußnote 3. Vgl. auch R. O. Herzog, Zeitschr. f. Elektrochem. 1905, Nr. 46.

3) Dies zeigt z. B. die Tabelle S. 1589 bei Bütschli (l. c.).

4) In einer jüngstens erschienenen (Pflüger's Arch. **113**, 317—326, 1906), „Über den Einfluss der Temperatur auf die Inkubationszeit und Antitoxinbildung nach Versuchen an Winterschläfern" betitelten Arbeit, teilt Walter Hausmann u. A. folgende Beobachtungen mit, ohne eine definitive Ansicht über sie zu äußern.

Winterschlafende (zwischen den Doppelfenstern des Laboratoriums gehaltene) Fledermäuse, die Colchicin erhalten haben, leben in der Kälte weiter, verenden jedoch an Colchicinvergiftung, wenn sie in die Wärme (25°) gebracht werden. „Der Tod trat nach einer Inkubationszeit ein, als wäre den Tieren zu der Zeit das Gift gegeben worden, zu der sie in die Wärme kamen." — Von Tannin und Saponin werden winterschlafende Fledermäuse (in der Kälte) nur nach „vieltägiger Inkubationszeit, in der Wärme nach ungleich kürzerer Inkubationszeit getötet."

Die angemessenste Auffassung für diese Erscheinungen wird sich dem Leser nach dem in diesem Aufsatz dargelegten von selbst aufdrängen.

Da, wie gesagt, nur die chemische Reaktionsgeschwindigkeit so sehr erheblich von der Temperatur beeinflusst wird, so ist es unschwer voraus zu sagen, dass mit Hilfe von Versuchsanordnungen, welche dieser Erkenntnis Rechnung tragen, noch mancherlei Aufklärung über jetzt als merkwürdig geltenden Beobachtungen zu erlangen sein wird.

III.

Wie bei den betrachteten, so auch bei allen anderen biologischen Vorgängen, für welche die RGT-Regel gilt, ist diese Geltung eine auf ein bestimmtes Temperaturgebiet beschränkte, unterhalb und oberhalb dessen Q_{10} ganz andere Werte annimmt: einerseits sehr groß, anderseits negativ wird. Mit dem letzteren der beiden Fälle hat sich F. F. Blackman[1]) eingehender beschäftigt. Seine Betrachtungen sind in dem einleitend genannten Aufsatz Jost's mit kritischen Erörterungen begleitet, ausführlich wiedergegeben. Wir wollen sie in ihrer von Jost gegebenen Form zum Ausgangspunkt unserer nun folgenden Untersuchungen machen.

Die Ausführungen Blackman's handeln über die Abhängigkeit der Kohlendioxydassimilation von der Temperatur und entsprechen vollkommen den Betrachtungen, welche E. Duclaux über das Temperaturoptimum von Fermentreaktionen in vitro in seiner vor längerer Zeit (1899) erschienenen, anscheinend wenig verbreiteten „Traité de Microbiologie"[2]) angestellt hat. Duclaux erklärt das Auftreten des Temperaturoptimums bei Fermentreaktionen sachgemäß — aus der Beschleunigung, welche eine jede chemische Reaktion durch Temperaturerhöhung erfährt — folgendermaßen: Die Reaktionsgeschwindigkeit des fermentativen Vorganges ist von zwei verschiedenen Größen, von der Temperatur und von der Fermentmenge abhängig. Die Fermente sind aber zersetzliche, d. h. solche Stoffe, deren Zersetzungsgeschwindigkeit schon bei niedrigen Temperaturen einen messbaren Betrag aufweist, der sich mit steigender Temperatur dementsprechend vergrößert. Steigert man also die Temperatur, so steigt allerdings die Reaktionsgeschwindigkeit des fermentativen Vorganges, gleichzeitig damit vermindert sich jedoch die wirksame Fermentmenge. Das Ergebnis dieser entgegengesetzten Vorgänge stellt, wenn man die Reaktionsgeschwindigkeiten als Ordinaten und die Temperaturen als Abscissen aufträgt, eine Kurve mit einem Maximum[3]) (das zur Beobachtung gelangte „Opti-

1) Optima and Limiting Factors. Annals of Botany, 19, 281—295, 1905.

2) Bd. 2, S. 193, 1899.

3) Als Beispiel eines einfachsten derartigen Falles möchte ich in W. Ostwald's „Grundlinien der anorganischen Chemie" auf nachstehende Stelle (1. Aufl. S. 729 u. 730, 1900) verweisen:

„Außer dem gewöhnlichen weißen Zinn ist noch eine graue Form bekannt, welche eine viel geringere Dichte hat und sich gelegentlich aus dem weißen Zinn bildet. Es hat sich herausgestellt, dass es sich hier um eine enantiotrope Form handelt, deren Beständigkeitsgebiet bei niederen Temperaturen liegt, während das des weißen Zinnes höheren Temperaturen angehört. Die Umwandlungstemperatur ist 20°. Trotzdem daher das gewöhnliche weiße Zinn bei den mittleren Temperaturen sich im metastabilen Gebiet befindet, tritt die Bildung des grauen Zinnes nur selten ein, da in der Nähe des Umwandlungspunktes die Geschwindigkeit der Umwandlung sehr klein ist. Sie nimmt, bei Erniedrigung der

mum“) dar. Man kann Duclaux ergänzend hinzufügen, dass dieses Maximum, gleiche Fermentkonzentrationen vorausgesetzt, um so höher liegen wird, je größer die ursprüngliche Reaktionsgeschwindigkeit der fermentativen Reaktion und ihr Temperaturkoeffizient (Q_{10}) einerseits und je kleiner die anfängliche Reaktionsgeschwindigkeit der Fermentzersetzungsreaktion und ihr Temperaturkoeffizient anderseits ist.

Um das Zutreffen entsprechender Überlegungen für die Kohlendioxydassimilation darzutun, stützt sich Blackman auf Beobachtungen von Frl. G. L. C. Matthaei[1]), wonach ein Kirschlorbeerblatt unter bestimmten, in der Matthaei'schen Arbeit präzisierten Bedingungen bis zu 25° in mehrere nacheinander folgenden Stunden (praktisch) gleiche Kohlendioxydmengen assimiliert, bei höheren Temperaturen (30°, 37°, 40°) dagegen stündlich immer weniger. (Wobei zu bemerken ist, dass mit der ersten jeweiligen Bestimmung anderthalb Stunden, nachdem der Versuch im Gange gesetzt worden ist, begonnen wurde, die erste Bestimmung, also die zwischen $1^1/_2$ und $2^1/_2$ Stunden nach Beginn des Versuches assimilierten Kohlendioxydmengen angibt.) Blackman berechnet aus den bei 9° und 19° assimilierten Kohlendioxydmengen Q_{10} zu 2.1, entwirft auf Grund dieser Zahl die Kurve, welche den Assimilationsvorgang darstellte, wenn er diesen Temperaturquotienten ständig behielte, entwirft dann auf einer, in seiner Arbeit nachzulesenden Weise Kurven, welche die stündliche Abnahme der bei höheren Temperaturen beobachteten Kohlendioxydmengen darstellen, und zeigt, dass, wenn man diese Kurven nach rückwärts verlängert, sie die auf Grund von $Q_{10} = 2.1$ konstruierte Assimilationskurve in den erforderlichen Punkten schneiden und damit ergeben, dass, falls der Assimilationsvorgang keine Schädigung durch die Temperaturerhöhung erlitte, bei hohen Temperaturen Kohlendioxydmengen assimiliert werden würden, welche sich unter Annahme von $Q_{10} = 2.1$ für den Assimilationsvorgang berechnen. Die entsprechend konstruierte Figur findet sich S. 231 bei Jost abgebildet.

Wir wollen von dem Bedenken, ob die Matthaei'schen Versuchsunterlagen, bei aller Vortrefflichkeit, für den fraglichen Zweck ausreichen, absehen, auch die Frage nicht diskutieren, ob der Assi-

---

Temperatur erst zu und dann ab. Die Zunahme rührt daher, dass im allgemeinen die Umwandlung um so schneller erfolgt, je weiter sich der Stoff vom Gleichgewichtspunkt entfernt. Anderseits betätigt sich die allgemeine Verkleinerung der Reaktionsgeschwindigkeit durch Temperaturerniedrigung und das Ergebnis ist, dass bei stetiger Erniedrigung der Temperatur die Umwandlungsgeschwindigkeit erst zu und dann abnimmt. Die größte Geschwindigkeit liegt für Zinn etwa bei —48°; darum ist das Auftreten des grauen Zinnes meist bei starker Kälte beobachtet worden.“

1) Experimental researches on vegetable Assimilation and Respiration III. — On the effect of temperature on Carbon-dioxyd assimilation. By Gabrielle L. C. Matthaei. Phil. Transact. of the Royal Society, Ser. B, Vol. **197**, 47—105, 1904.

milationsvorgang unter Ausschluss sekundärer Vorgänge notwendigerweise den Temperaturquotienten $Q_{10} = 2.1$ ständig beibehalten müsste, sondern nur prüfen, wie weit die skizzierte Blackman'sche Beweisführung quantitativ zutrifft. Nehmen wir hierzu, wegen der Einfachheit der Ausdrucksweise mit Jost an, dass die Kohlendioxydassimilation von der Gegenwart eines Fermentes herrührt, dessen Inaktivierung (Schädigung) durch Erwärmen, im Sinken der stündlich assimilierten Kohlendioxydmengen sich dartut. Umgekehrt können wir dann die stündlich assimilierten Kohlendioxydmengen als Maß des noch nicht zersetzten Fermentes ansehen; und wenn wir je zwei am Ende nacheinander folgenden Stunden gemachten Kohlendioxydbestimmungen mit c_1 und c_2 bezeichen und $t_2—t_1$ die dazwischen verstrichene Zeit, also in unserem Fall, 1 Stunde bedeutet, so besteht die Beziehung[1].

$$\log c_1 - \log c_2 = 0.4343\ k\ (t_2 - t_1) \qquad (1.),$$

worin k die sogen. Reaktionsgeschwindigkeitskonstante ist und angibt, wie viel Einheiten des fraglichen Fermentes sich in der Zeiteinheit (hier Stunde) zersetzen würden, falls man die Fermentkonzentration während der Zeit konstant Eins hielte.

Führen wir die in der Gleichung (1) vorgezeichneten Berechnungen aus, wobei wir uns der von Blackman verwendeten Beobachtungsdaten, welche auf S. 230 bei Jost angeführt sind, bedienen, so bekommen wir folgende Werte für die konstante k

bei	30.5°	37.5°	40.5°
	0.115	0.30	0.31
	0.10	0.27	0.37
	0.09	0.26	—
im Mittel k =	0.10	0.28	0.35[2]

Wenn wir nun in die obige Gleichung (1) für k den für die jeweilige Temperatur gefundenen Wert und für c_2 die bei der jeweiligen Temperatur gemachte erste Kohlendioxydbestimmung einsetzen, so können wir Fermentmengen (c_1), welche zu Zeiten vorhanden waren, auf welche sich die Kohlendioxydbestimmungen noch nicht erstreckt haben, dadurch berechnen, dass wir für $t_2—t_1$ entsprechende Zeitwerte einsetzen. Wir müssen uns jetzt erinnern, dass sich die ersten Beobachtungen auf die Zeit von $1^1/_2—2^1/_2$ Stunden nach dem Anfang des jeweiligen Assimilationsversuches beziehen; wenn wir somit für $t_2—t_1$ die Zahl 1.5 einsetzen, so erhalten wir die Kohlendioxyd-(= Ferment)menge, welche vom ersten Augenblick des Assimilationsvorganges bis zum Ablauf der ersten Stunde assimiliert worden ist und zur Beobachtung gelangt wäre. Diese

1) Vgl. z. B. W. Ostwald, Lehrbuch der allgemeinen Chemie, 2. Aufl., 2, Abt. 2, S. 201 u. 209, 1896.

2) Unter Berücksichtigung, dass die dritte CO_2-Bestimmung von Frl. Matthaei bei 40.5° offenbar falsch ist.

ist aber noch nicht der von uns gesuchte Wert, denn wir suchen die Kohlendioxydmenge, welche im Laufe einer Stunde assimiliert worden wäre, falls die Fermentmenge während der Zeit konstant geblieben wäre. Wir kommen diesem gesuchten Wert für unseren Zweck nahe genug, wenn wir eine zweite Berechnung ausführen und dabei für t_2—t_1 die Zahl 2.5 einsetzen, d. h. eine weitere Stunde zurückrechnen, und dann den Mittelwert der beiden Berechnungen nehmen. Diese Werte sind nachstehend, die mit GefmgCO$_2$ bezeichneten, während BerQ$_{10}$ = 2.1 die Milligramme Kohlendioxyd angeben, welche nach der Blackman'schen Betrachtungsweise gefunden werden müssten.

	Bei 30.5°	37.5°	40.5°
GefmgCO$_2$	19.1	41.4	29.6
BerQ$_{10}$ = 2.1	**17.8**	**30.3**	**35.6**
BerQ$_{10}$ = 2.4	25.2	49.9	60.5

Eine Übereinstimmung zwischen den von uns berechneten und den nach Blackman zu fordernden CO$_2$-Werten besteht demnach nur für 30.5°, während wir bei 37° ca. $^1/_3$ zu viel und bei 40.5° ca. $^1/_6$ weniger finden als verlangt wird.

In der obigen Tabelle ist noch eine weitere Zahlenreihe unter BerQ$_{10}$ = 2.4 angeführt. Das sind die CO$_2$-Mengen, welche gefunden werden müssten, unter der mit der Blackman'schen vollständig gleichberechtigten Annahme, dass Q_{10} für den Assimilationsvorgang konstant 2.4 wäre. Das ist nämlich der Wert, welchen man für Q_{10} aus den von Blackman benutzten Matthaei'schen Versuchsdaten zwischen etwa 0° und 15° erhält, während sich die von Blackmann benutzte Zahl 2.1 von etwa 9 bis 22° ergibt[1]). — Zwischen den unter der Annahme von $Q_{10} = 2.4$ geforderten und den von uns berechneten Werten ist nicht einmal eine entfernte Annäherung zu konstatieren.

Wir können die gefundenen Inaktivierungskonstanten (k) noch zur Berechnung des Temperaturquotienten des Inaktivierungsvorganges verwenden und finden Q_{10} für das Temperaturintervall 30.5—37.5° zu 4.1 und für das Temperaturintervall 37.5—40.5° zu 2.1. Also wieder ganz übereinstimmende Werte!

Und das war vorauszusehen, denn bei der Übertragung der für das Temperaturoptimum von Fermentreaktionen in vitro geltenden Überlegungen auf den Assimilationsvorgang haben wir den sehr wichtigen Moment außer acht gelassen, dass bei den für die Fermentreaktionen geltenden Überlegungen die stillschweigende Annahme gemacht worden ist, dass die Gefäße, in welchen die Versuche angestellt werden, bei den in Frage kommenden Tem-

1) Aristides Kanitz. Über den Einfluss der Temperatur auf die Kohlendioxydassimilation. Zeitschr. f. Elektrochemie 1905, Nr. 42.

peraturen unverändert bleiben und die in ihnen stattfindenden Reaktionen unbeeinflusst lassen. Sind aber statt der angenommenen indifferenten Gefäße solche vorhanden, welche sich bei den Versuchstemperaturen ändern und dadurch möglicherweise fremde Stoffe dem Inhalt zuführen — welche dann mit jenem reagieren, indem sie sich entweder mit einem oder anderem der reagierenden Stoffe verbinden oder durch ihre bloße Gegenwart die Reaktionsgeschwindigkeit (katalytisch) ändern —, so können die ohne Berücksichtigung all dessen gemachten Ansätze über das Temperaturoptimum der Fermentreaktionen naturgemäß nicht mehr zutreffen. Noch viel weniger kann das der Fall sein, wenn schon die Oberfläche der Reaktionsgefäße die in ihnen stattfindenden Reaktionen in unkontrollierbarer Weise beeinflusste, oder wenn die Reaktionsgefäße beim Erwärmen für irgendeines der Reaktionsprodukte, für welches sie ehedem undurchlässig waren, durchlässig würden, oder wenn der umgekehrte Fall einträte, oder gar, wenn durch Erwärmen die Zertrümmerung der Reaktionsgefäße stattfände und dadurch ihr Inhalt sich mit dem Inhalt anderer Reaktionsgefäße vermischte. Das und ähnliches ist aber der Fall bei dem Kohlendioxydassimilationsvorgang im lebenden Blatt, wie auch bei allen anderen biologischen Vorgängen, nur in wunderbar verwickelter Weise.

Dieser langen Ausführung kurzer Sinn ist somit, dass das Temperaturoptimum bei biologischen Vorgängen gewiss das Ergebnis der Übereinanderlagerung der verschiedensten chemischen und physikalisch-chemischen Vorgänge ist, dass jedoch eine Voneinandertrennung dieser Vorgänge zur Zeit ganz unmöglich erscheint.

Das ist ein Ergebnis, welches ich schon gelegentlich einer früheren Veröffentlichung[1]) (worin ich, unabhängig von Blackman, ebenfalls das Matthaei'sche Versuchsmaterial verwertend die Gültigkeit der RGT-Regel für die CO_2-Assimilation nachgewiesen habe) zwar in aller Kürze, aber nicht weniger deutlich zum Ausdruck gebracht habe. Ich habe damals bei der kritischen Abwägung des Wertes des von mir benutzten Versuchsmaterials ausdrücklich hervorgehoben, dass bei hoher Temperatur die stündlich assimilierte Kohlendioxydmenge abnimmt, und dann bei der Mitteilung des von Frl. Matthaei gefundenen Maximalwertes assimilierten Kohlendioxyds geschrieben: „bei 37° — bei welcher Temperatur in **diesem** Fall das **„Optimum“** der Assimilation erreicht wurde.“ Endlich habe ich als natürliche Konsequenz den bei Jost zitierten (l. c. S. 230) Ausspruch getan, dass der absteigende Ast der Assimilationskurve — also das Temperaturgebiet, wo Q_{10} negativ ist —

1) Vgl. vorhergehende Fußnote.

sich unseren Betrachtungen, d. h. insoweit man sie zahlenmäßig ausdrücken kann, entzieht. — Ich habe diese Dinge damals darum nicht weiter erörtert, weil ich annahm, dass es genügend bekannt ist, wie das Zustandekommen eines Optimums im allgemeinen erklärt werden kann, um so mehr, da abgesehen vom Werke Duclaux' die allgemein chemische Seite der Frage, wenigstens bezüglich der Fermentreaktionen von sachkundiger Feder[1]) speziell für den Physiologen dargestellt worden ist. Anderseits erschienen mir die Einschränkungen, welche bei der Übertragung der einfachen Sätze über das Optimum auf biologische Vorgänge zu machen sind, dermaßen selbstverständlich, dass ich gar nicht daran gedacht habe, dass es eine besondere Darlegung ihrer bedarf.

Wenn wir uns nochmals vergegenwärtigen, welche zahllosen Vorgänge mit dem einfachsten biologischen Vorgang verknüpft sind und bei der Beobachtung des Vorganges somit (indirekt) mitbeobachtet werden, so werden wir Abweichungen von der RGT-Regel auf biologischem Gebiet als Regel erwarten und das Zutreffen, mitunter innerhalb eines erheblicheren Temperaturgebietes bemerkenswert finden. Denn schon ein annäherndes Zutreffen der RGT-Regel besagt nicht nur, dass innerhalb ihres Gültigkeitsbereiches die Reaktionsgeschwindigkeit aller mit dem betrachteten Vorgang zusammenhängend verlaufenden, ihren Ergebnissen nach entgegengesetzten chemischen Vorgänge sehr klein ist; sondern auch dass die diese heterogene Reaktionssysteme wesentlich mitbestimmenden physikalischchemischen Bedingungen, wie Verteilung der reagierenden Stoffe, die Durchlässigkeit der Zellwände, der kolloidale Zustand ihres Inhaltes u. s. w. — also all das, was ich hier vorher mit dem Reaktionsgefäß im Gegensatz zum Inhalt verglichen haben — nur innerhalb solcher Grenzen geändert werden, welche unterhalb der Beobachtungsfehler bleiben.

IV.

Im vorhergehenden haben wir uns im wesentlichen mit dem Einfluss beschäftigt, den die Temperatur auf die chemische Reaktionsgeschwindigkeit ausübt und die Umstände erörtert, welche bei der Übertragung der auf chemischen Boden gewonnenen Erkenntnis auf das biologische Gebiet beachtet werden müssen. Es ist jedoch nicht nur die Reaktionsgeschwindigkeit, d. h. die Geschwindigkeit, womit ein gewisser chemischer Zustand erreicht wird, sondern zumeist auch der schließlich erreichte Zustand selbst — das chemische Gleichgewicht — von der Temperatur abhängig.

---

1) G. Bredig. Die Elemente der chemischen Kinetik mit besonderer Berücksichtigung der Katalyse und der Fermentwirkung. Ergebnisse der Physiologie 1, Abt. 1, 135—212, 1902.

Ausführlichere Angaben über das chemische Gleichgewicht findet man in den einschlägigen Werken über allgemeine Chemie. Hier soll darüber nur so viel gesagt werden, als zur Erlangung einer vollständigen Übersicht über die Frage der Abhängigkeit biologischer Vorgänge von der Temperatur erforderlich erscheint.

Nach dem Massenwirkungsgesetz ist die Geschwindigkeit, mit welcher ein Stoff sich unter gegebenen Bedingungen umwandelt, seiner jeweils vorhandenen aktiven Menge proportional. Daraus folgt, dass kein chemischer Vorgang so vollständig verläuft, wie die üblichen Reaktionsgleichungen ihn darstellen, dass nämlich aus molekularen Mengen der links verzeichneten Ausgangsstoffe, molekulare Mengen der rechts verzeichneten Produkte entstehen, sondern dass stets eine gewisse Menge der Ausgangsstoffe neben den entstandenen Produkten unverwandelt bestehen bleiben muss. Denn einerseits wird mit der Mengenabnahme der Ausgangsstoffe ihre Tendenz, sich umzuwandeln, immer kleiner, anderseits wird die Tendenz der entstandenen Produkte, sich in die Ausgangsstoffe zurückzuwandeln, mit ihrer steigenden Menge immer größer, so dass schließlich eine solche Menge der Produkte vorhanden sein wird, dass deren Tendenz, sich unter den gegebenen Bedingungen in die Ausgangsstoffe zurückzuwandeln ebenso groß sein wird, als die Tendenz der noch vorhandenen Menge der Ausgangsstoffe sich umzuwandeln ist. Diesen Zustand bezeichnet man als den eines chemischen Gleichgewichts.

Das Mengenverhältnis, in welchem dann die Ausgangsstoffe und die Produkte nebeneinander vorhanden sind, kann jeden positiven Wert haben, da eben eine Reaktion nur in bezug unserer analytischen Hilfsmittel vollständig verläuft oder gar nicht von statten geht. Es ist auch offenbar, dass unter sonst gleichen Bedingungen das Gleichgewicht sich bei demselben Mengenverhältnis der reagierenden Stoffe einstellen muss, gleichgültig, ob von den in der Reaktionsgleichung links oder rechts verzeichneten Stoffen ausgegangen worden ist.

Wir sagten „unter sonst gleichen Bedingungen". Denn das chemische Gleichgewicht ist auch noch eine Funktion anderer Veränderlichen, mit deren Größenveränderung das Mengenverhältnis der im Gleichgewicht gewesenen Stoffe sich so lange ändern muss, bis ihre gegenseitige Umwandlungstendenz den neuen Bedingungen entsprechend gleich geworden ist. (Das Gleichgewicht wird „verschoben".)

Die Anzahl dieser Veränderlichen, durch deren Größenveränderung ein gegebenes Gleichgewicht verschoben werden kann — man nennt sie die „Freiheiten" des Systems — wird durch das Phasengesetz[1]) gegeben; die Richtung, in welcher die Verschiebung erfolgt,

1) Vgl. z. B. Ostwald, Grundriss der allgemeinen Chemie. III. Aufl., 1899, S. 101, 307.

ist durch folgenden Satz bestimmt: Wird auf ein im Gleichgewicht befindliches Gebilde ein Zwang ausgeübt, so wird der Vorgang eintreten, welcher sich diesem Zwang widersetzt, d. h. die Wirkung des Zwanges teilweise aufhebt[1]).

Dieser Satz beantwortet auch die uns interessierende Frage des Zusammenhanges zwischen chemisches Gleichgewicht und Temperatur dahin, dass mit steigender Temperatur der Vorgang stattfinden muss, bei welcher Wärme verbraucht wird.

Auf die gewöhnlichen, von links nach rechts gelesenen Reaktionsschemata angewendet, bedeutet das folgendes. Entsteht bei der (vollständig verlaufenden) Reaktion Wärme (die Reaktionswärme ist positiv), so wird mit steigender Temperatur immer weniger von den Ausgangsstoffen sich umwandeln; wird bei der Reaktion Wärme verbraucht (die Reaktionswärme ist negativ), so wird mit steigender Temperatur ein immer größerer Betrag der Ausgangsstoffe sich umwandeln; entsteht bei der Reaktion weder Wärme, noch wird welche aufgenommen (die Reaktionswärme ist Null), so ist das Gleichgewicht von der Temperatur unabhängig.

Diese Sätze sind ausgehend vom zweiten Hauptsatze der Energetik auch in eine quantitative Form gebracht worden und können so zur Berechnung der Reaktionswärme aus der Verschiebung des Gleichgewichts mit der Temperatur dienen. Nur muss man sich erinnern, dass die Reaktionswärme eine mit der Temperatur in bis jetzt nicht bekannter Weise veränderliche Größe ist.

So könnte man z. B. aus der bei zwei verschiedenen Temperaturen bestimmten Dissoziationsspannung des Oxyhämoglobins die Reaktionswärme des Vorganges bestimmen.

Auf die Frage: Inwieweit kommt die eben dargelegte Abhängigkeit des chemischen Gleichgewichts von der Temperatur bei biologischen Vorgängen zur Geltung?, möchte ich vorläufig keine umfassendere Antwort geben. Doch so viel sei gesagt, dass sie gegenüber der sehr erheblichen Änderung der Reaktionsgeschwindigkeit mit der Temperatur im allgemeinen nur eine sekundäre Rolle spielen wird. Freilich, wenn man bedenkt, dass es sich bei den Lebensvorgängen um ganze Systeme ineinandergreifender Reaktionen handelt, bei welchen die Katalysatoren (Fermente), welche die nötigen Geschwindigkeiten aufrecht erhalten, das Ergebnis eben solcher Reaktionssysteme sind; so ist es möglich, dass mitunter auch die Verschiebung des Gleichgewichts das ausschlaggebende wird. So könnte man beispielsweise die am Schluss des

1) Der Satz ist sehr allgemein. Er gilt bekanntlich für mechanische Gleichgewichte. Wenn man seinen zweiten Teil folgendermaßen formuliert: „so wird zunächst der Vorgang eintreten u. s. w.,“ dann trifft er zumeist auch für Gedankenoperationen zu.

zweiten Abschnittes erwähnte Auslösung in gewissen Fällen in solchem Sinne zu deuten suchen.

Endlich möchte ich darauf hinweisen, dass auf Grund der in diesem Aufsatz durchgeführten Betrachtungsweise eine prägnante Unterscheidung zwischen poikilothermen und homoiothermen Organismen gegeben werden kann, indem wir in den letzteren solche erblicken, bei welchen ohne Zerstörung des Lebens, sowohl die Geschwindigkeiten, womit die Vorgänge verlaufen, wie auch die Gleichgewichte, zu welchen sie führen, nur innerhalb sehr enger Grenzen verändert werden können.

Leipzig, August—September 1906.

Ältere und neuere Selektionsmethoden.

Erwiderung zu dem Artikel des Herrn Professor Hugo de Vries.

Von Graf Arnim-Schlagenthin.

Von befreundeter Seite werde ich auf den Aufsatz des Herrn Prof. de Vries im Biol. Centralbl. vom Juli 1906 aufmerksam gemacht und zu einer Erwiderung angeregt.

Ich halte mich für verpflichtet, nachstehend die Missverständnisse aufzuklären, die, wie mir scheint, hier vorliegen.

De Vries wirft mir gewissermaßen vor, dass ich in dem Prospekt der Deutsch-Schwedischen Saatzuchtanstalt aus seinem Werke „Die Mutationstheorie“ folgenden Passus zitierte:

„Die Hauptdifferenz zwischen veredelten Rassen und Arten, auch den kleinsten elementaren Arten, ist die Unbeständigkeit der ersteren und die Beständigkeit der letzteren.

Die durch Züchtung entstandene Rasse wird nur durch Züchtung aufrecht erhalten; es kostet dieselbe Mühe, sie zu erhalten, als sie auszubilden. Hört die Züchtung auf, so hören auch die Rassenmerkmale auf, und zwar etwa innerhalb derselben Zeitdauer, welche für die Entstehung der Rasse erforderlich war, also innerhalb einiger weniger Generationen. Kälte, Fröste, Feuchtigkeit, dichter Stand, zu spätes Reifen u. s. w. züchten auf dem Acker ebenso tüchtig, wie der beste Züchter. Bisweilen wirken sie mit ihm in gleicher Richtung, meist aber in entgegengesetztem Sinne. Bei der methodischen Zuchtwahl der hochveredelten Rassen wirkt die Natur fast ausschließlich dem Züchter entgegen, indem sie stets die kräftigeren, minderwertigen Individuen bevorzugt.“

Er meint, ich hätte als Verkäufer von Saatgut ein lebhaftes Interesse, dass die in obigen Sätzen niedergelegte Theorie anerkannt werde, während nach der Theorie des Prof. Nilsson-Svalöf der Unterschied zwischen Elite und Nachbau verschwinde. Er sagt:

„Denn ist eine selektierte Rasse konstant und von der Elite unabhängig, so kann ein jeder sie mit Vorteil vermehren, schlägt sie aber in eine minderwertige Form zurück, so bleibt der Verkauf des Saatgutes ganz oder doch nahezu ganz in den Händen des Urhebers.“

Herr Prof. de Vries irrt sich m. E. hier in mehrfacher Beziehung.

Zunächst bezüglich der Konstanz, die mit Recht den selektierten Rassen von Prof. Nilsson zugeschrieben wird. —

Damit eine genaue Verständigung möglich ist, ist es nötig, genau zu sagen, welcher Begriff mit dem Wort Konstanz verbunden sein soll. M. E. darf man damit nur einen relativ hohen Grad von Unveränderlichkeit bezüglich einer bestimmten Anzahl von Kennzeichen, die empirisch und willkürlich natürlich ausgewählt sind, bezeichnen, nicht aber eine absolute Unveränderlichkeit. Eine solche relativ hohe Unveränderlichkeit ist nun ohne jeden Zweifel bei den reinen Pedigreezuchten vorhanden. Aber ebenso ohne Zweifel ist sie nicht eine absolute, sondern nur eine relative. Gerade bei den Pedigreehochzuchten, d. h. denjenigen, die (schon seit vielen Jahren) sowohl von einigen Züchtern in Deutschland als in Svalöf aus einzelnen ausgesuchten Pflanzen gezogen worden sind, und von denen man daher eine sehr hohe Formenreinheit bei der Nachzucht erwartet, treten, und zwar in einzelnen Jahren in bedeutendem Umfange, in anderen weniger, eine große Menge von neuen Formen auf.

Ich sende zum Beweise Herrn Prof. de Vries mehrere Bündel Ähren. Diese sind auf den Vermehrungsfeldern von Svalöfer Weizen, der aus von Svalöf gesandter Elite gezogen ist, und auf denen jede Möglichkeit einer Vermischung mit anderem Weizen ausgeschlossen war, gelegentlich der Besichtigung dieser Felder durch die Anerkennungskommission der Deutschen Landwirtschaft, mühelos bei flüchtigem Durchgehen gewonnen.

Die Ähren stellen wahrscheinlich nicht bloß Varianten, sondern echte Mutanten dar, die konstant vererben. Bastarde sind sie nicht, da durch die Art des Anbaues jede Bastardierungsmöglichkeit mit anderen Sorten ausgeschlossen war.

So sind aus dem unbegrannten Renodlade Squarehead direkt aus der Elite begrannte, behaarte, langgezogene, runde Ähren entstanden.

Ganz ähnliche Abweichungen zeigen alle anderen Pedigreezüchtungen anderer Züchter. Ihr Entstehen wird durch ungünstige Witterung und andere Umstände in hohem Maße, wie der strenge Winter vor drei Jahren bewies, angeregt oder begünstigt. Man kann auch nicht etwa hoffen, die Sorte dadurch völlig zu reinigen, dass man die falschen Ähren vor der Ernte ausreisst; denn es

handelt sich um eine latente Anlage zu Neubildungen, die hervortritt, wie es scheint, sobald der Reiz auf die Pflanze einwirkt, welcher eben die latente Anlage auslöst.

Wohl aber ist im Wege kontinuierlicher Selektion eine Auswahl derjenigen Einzelpflanzen möglich, welche dem Reiz, der die Mutation auslöst, besser widerstehen.

Für die landwirtschaftliche Praxis ist es natürlich ganz gleichgültig, wie diese Varianten entstehen, ob sie etwa Mutanten sind, welches die wissenschaftliche Rubrik ist, in die sie gehören, ob sie tatsächlich neue Formen oder Atavismen darstellen; praktisch wichtig ist nur, ob es tatsächlich einen Weg gibt, der Entstehung neuer Formen vorzubeugen. Nach den bisherigen Erfahrungen ist eben nur eine relative Konstanz durch Pedigreezucht erreichbar. Der große Fortschritt, den man in Svalöf gemacht hat, bestand eben darin, dass man bewusst zunächst aus dem Formengemisch des gewöhnlichen Getreides klare, durch bestimmte Merkmale ausgezeichnete, sich streng sondernde Typen isolierte, sodann dass man den züchterischen Wert der Merkmale festlegte, resp. die Korrelationen zwischen ihnen und den inneren Eigenschaften erkannte.

Wird die Ernte von einem Felde, auf dem viele neue Formen entstanden sind, zur Weiterzucht benutzt, so vererben sich die entstandenen Mutanten äußerst konstant; in jedem folgenden Jahre treten neue Mutanten hinzu, und so wiederholt sich der Vorgang, bis im Laufe einer längeren oder kürzeren Reihe von Jahren die Sorte von einer Landsorte sich nicht mehr oder durch ihren höheren Formenreichtum unterscheidet und ein mehr oder minder konstantes Gemisch mehr oder minder leicht unterscheidbarer Typen darstellt. Ganz ähnlich stellt sich die Entwickelung beim Großanbau bei Gerste dar. Nach meinen bisherigen Erfahrungen, und die sind beim Anbau von Saatgut auf 11—12 Gütern und einem Areal von ca. 5000 ha nicht ganz gering, kann also von einer absoluten Konstanz nicht die Rede sein. In diesem Sinne kann sie auch in Svalöf nicht behauptet werden.

Es wiederholt sich daher alljährlich der Vorgang bei den Feldbesichtigungen behufs Anerkennung von Saatgetreide durch die Deutsche Landwirtschaftsgesellschaft, dass:

1. bei dem aus Elite gezüchteten Originalsaatgut sich bereits im ersten Jahre einige, zuweilen viele Varianten oder Mutanten finden,
2. bei dem weiteren Nachbau eine starke Vermehrung der abweichenden Formen oft gefunden wird. (Die Deutsche Landwirtschaft versagt daher vom dritten Nachbau ab grundsätzlich die Anerkennung.)

Die Herren Professoren Edler-Jena, Mitscherlich-Königs-

berg, von Rümcker-Breslau, von Eckenbrecher-Berlin und die Herren Dr. Hillmann und Dr. Hoffmann, letztere beide Geschäftsführer der Saatzuchtstelle der Deutschen Landwirtschaftsgesellschaft werden meine Angaben bestätigen.

Trotzdem ist die Behauptung, dass die Selektion, wie sie in Svalöf geübt wird, hervorragend konstante Sorten schafft, natürlich richtig und völlig berechtigt.

Ebenso ist aber die von Prof. de Vries früher aufgestellte Behauptung der größeren Konstanz aller Landsorten m. E. ebenfalls in manchen Fällen berechtigt, wenn man nämlich an die Landsorten nicht dieselben Ansprüche bezüglich der Formenreinheit stellt, wie an die Hochzuchten, sondern sich mit einer annähernden Übereinstimmung im Habitus und Gleichmäßigkeit im Ertrage, in der Winterfestigkeit u. dgl. begnügt. Das gilt wenigstens m. E. bezüglich der Landsorten, die durch Jahrhunderte in derselben Gegend angebaut worden sind, ohne dass das Saatgut irgendeiner künstlichen Selektion unterworfen wurde. Hier hat durch klimatische Einflüsse wahrscheinlich oft eine natürliche Selektion stattgefunden, durch welche die widerstandsfähigsten, deshalb aber wahrscheinlich auch minder ertragreichen Typen die Oberhand gewannen.

Von einer wirklichen Formenreinheit und den mit dieser in Korrelation stehenden Eigenschaften kann natürlich dabei keine Rede sein.

Ich habe nie angenommen, dass Herr Prof. de Vries mit seinen Ausführungen etwas anderes gemeint hat, als sich aus meinen oben angeführten Erfahrungen ergibt.

Allerdings habe ich ein Versehen gemacht, als ich aus der „Mutationstheorie“ auch den Satz zitierte, dass eine Hochzucht in der Regel in derselben Zeit deterioriert, als zu ihrer Herstellung erforderlich war, denn diese Zeitangabe von de Vries ist wohl nicht richtig. — Während z. B. Herr von Lochow ca. 18 Jahre gebraucht hat, um seinen Roggen auf die jetzige Höhe zu bringen, genügt oft zu seiner völligen Entartung ein Zeitraum von 3 Jahren. Ebenso genügt ein strenger Winter, um eine Squareheadzucht dermaßen zum Variieren oder Mutieren anzuregen, dass sie sofort als Saatgut unbrauchbar wird.

Zum weiteren Beweise, dass der Begriff, den ich vom züchterischen Standpunkt aus mit dem Worte „konstant“ verbinde, richtig ist und wenigstens für die landwirtschaftliche Praxis die Relativität des Begriffs festgehalten werden muss, erlaube ich mir, auf folgende Erfahrungen bei der Kartoffelzüchtung hinzuweisen:

Wenn auf geschlechtlichem Wege aus Samen Kartoffeln gezüchtet werden, so ergibt in der Regel jeder Kern einer Beere eine neue Spielart; hatte die Frucht z. B. 200 Kerne, so entstehen in der Regel auch 200 Sorten, die, bei vegetativer Vermehrung

durch Knollen, was Färbung der Blätter, der Stämme, Blüten und Knollen und allgemeinen Habitus anbetrifft, von vornherein ganz hervorragend konstant sind. Manche Sorten haben sich wesentlich seit 30 Jahren und länger anscheinend nicht verändert. — Diese Konstanz ist in der Regel größer als bei irgendeiner mir bekannten Getreidehochzucht. Indessen befinden sich oft unter diesen beispielsweise 200 Sorten eine oder mehrere, die bei Vermehrung durch Knollen in der zweiten oder einer späteren Generation plötzlich Varianten oder wohl richtiger Mutanten bilden, die andererseits wieder betreffs Farbe und allgemeinen Habitus völlig konstant sind.

So habe ich z. B. aus einer Kreuzung vor 6 Jahren eine Beere gewonnen, die mir über 400 Kerne und Pflanzen lieferte; jede Pflanze wurde die Stammutter einer neuen Sorte. Von diesen schieden über 200 Sorten als den Ansprüchen nicht genügend wieder aus, so dass ich heute noch 162 Sorten aus dieser einen Kreuzung übrig habe, die meist sehr viel versprechen und im nächsten Jahr im Großen angebaut werden können. Während nun sämtliche Sorten bisher konstant waren, fangen plötzlich drei von ihnen an, aus Knollen ganz neue, auch von allen Schwestersorten verschiedene, durch Farbe und Habitus völlig abweichende neue Typen zu bilden.

Diese Variabilität ist um so auffallender, als sie eben zuweilen, wie exakte Versuche bewiesen, in der Weise entsteht, dass von mehreren Keimen einer Knolle plötzlich der eine völlig von dem andern abweicht, d. h. plötzlich eine durch Färbung und Habitus völlig abweichende Sorte erzeugt. Auch in diesem Falle hervorragendster Konstanz bei vegetativer Vermehrung ist dieselbe also keine absolute, sondern nur eine relative.

Die Konstanz bei den Kartoffeln und bei der vegetativen Vermehrung derselben hört indessen für den aufmerksamen Beobachter mit dem Moment auf, wo man auf feinere Merkmale, als die angeführten achtet — Merkmale, die man bei oberflächlicher Betrachtung als völlig fluktuierend ansehen könnte. Es ergeben sich da innerhalb der anscheinend ganz konstanten Sorten vererbliche Merkmale —, welche die Herauszüchtung von Spezialrassen ermöglichen.

Herr von Lochow, der ein sehr feiner Beobachter ist, hat anscheinend gleichzeitig mit mir z. B. aus der sonst sehr konstanten Kartoffelsorte „Wohltmann“ 4 Rassen mit verschiedenen „inneren“ Eigenschaften herausgezüchtet, deren äußere Unterschiede allerdings an den auf der Berliner Ausstellung ausgestellten im Topf gezogenen Exemplaren wohl nur für den Spezialisten erkennbar waren. —

Sollte, wie ich annehme, es gelingen, einigermaßen konstante

Rassen aus einzelnen Kartoffelsorten auf Grund dieser feineren Merkmale heranzuzüchten, so würde zwischen der Sorte und den neuen Rassen annähernd ein ähnliches Verhältnis bestehen (natürlich hinkt der Vergleich etwas) wie zwischen Landsorten und Hochzuchten beim Getreide.

Indessen kann ich wohl schon jetzt behaupten, dass die Konstanz bezüglich der feineren Merkmale, wodurch sich die einzelnen innerhalb einer durch Farbe und allgemeinen Habitus konstanten Sorte gebildeten Rassen unterscheiden, nicht so groß ist wie bei den gröberen.

Nach diesen Ausführungen halte ich mich nach wie vor für berechtigt zu behaupten, dass Nachbau von Originalgetreide des Züchters wesentlich in der Regel abweicht, in der Regel durch fortwährendes Auftreten von Variationen und Mutationen auch bei an sich konstantesten Hochzuchten seinen Charakter ändert und es geradezu heisst, einen für die Entwickelung der Landwirtschaft verderblichen Irrtum erregen, wenn man die Ansicht verbreitet, dass jeder Landwirt imstande sei, sich durch Nachbau aus einem geringen Quantum Originalsaat dauernd sein Saatgut selbst zu erziehen. — Er kann das bei einigermaßen ausgeglichenen Landsorten, besonders wenn kein gleichzeitiger ungünstiger Klimawechsel oder andere Umstände die in der Regel ohnehin geringe Qualität und Ertragsfähigkeit der Landsorte beeinträchtigen, er kann es sicher nicht, wie die Erfahrung bewiesen hat und stets wieder beweisen wird, bei Hochzuchten, bei denen die Qualität in Korrelation mit bestimmten Merkmalen steht, die, wie es scheint, doch immer mehr oder minder sich in labilem Gleichgewicht befinden.

Dass man anfänglich in Svalöf vielleicht gehofft hat, eine weitgehendere Konstanz zu erreichen und tatsächlich zu dieser Hoffnung anfänglich berechtigt war, hat praktisch vorläufig keine Bedeutung.

Auch ich habe, als ich anfing aus Samen Kartoffeln zu züchten, angenommen, dass die Vermehrung auf vegetativem Wege durch Knollenpflanzung zu absolut konstanten Sorten führe; erst die Erfahrungen der letzten Jahre bewiesen, dass auch bei vegetativer Vermehrung große unerwartete Typenänderungen eintreten können.

Schließlich möchte ich doch noch ein weiteres Missverständnis aufklären. Professor de Vries meint, wie schon gesagt, die Züchter hätten ein lebhaftes Interesse daran, dass die Hochzuchten nicht konstant seien, denn sonst ginge ihnen der Verkauf des Saatgutes aus den Händen. Ich habe ganz bestimmt nicht an diese Möglichkeit gedacht, als ich mich auf Herrn Professor de Vries berufend, darauf hinwies, dass der Nachbau stets minder wertvoll sei, als die Originalsaat und allmählich deren gute Eigenschaften sich verflüchtigten.

In dieser Beziehung brauchte man als Züchter nicht viel von der, nur in ihrer Übertreibung m. E. unrichtigen, weil so mit den Erfahrungen in Widerspruch stehenden, Theorie der Konstanz der Pedigreezuchten zu fürchten; der Durchschnittslandwirt hat in der Regel nicht die Einrichtungen, die nötig sind, um ein erstklassiges Saatgut zu ziehen; Bastardierungen, Verunreinigungen auf dem Speicher und in der Scheune und andere Umstände werden häufig genug, auch wenn die Hochzuchten nicht sich bloß im labilen Gleichgewicht befänden und durch klimatische Einflüsse und wahrscheinlich auch Krankheiten zu Mutationen veranlasst würden, sondern absolut konstant wären, für eine schnelle Qualitätsminderung sorgen. — Da aber die große Neigung zu Mutantenbildung nun einmal vorhanden ist, haben die Züchter keinerlei Anlass zu fürchten, dass zu hohe Konstanz ihnen etwa das Geschäft verdirbt.

Ich habe bisher vielmehr die Neigung zu Mutantenbildung als einen Schaden empfunden, dessen Beseitigung von allerhöchstem Wert wäre.

Denn nicht nur beschweren sich die Herren auf das lebhafteste, welche Saatgut kaufen, um nachher den Nachbau als Saatgut zu verkaufen — und es sind viele darunter, die recht sorgfältig und gewissenhaft die Sache betreiben —, wenn ihrem Nachbau wègen der vielen sich darin befindenden Ausartungen die Anerkennung versagt wird, sondern manche benutzen diese Ausartungen sogar, um daraus neue Sorten als sogen. Verbesserungen zu ziehen, was sie natürlich wohl nie sind. — Gibt es doch durch ihre Reklame bekannte Züchter, die schon nach einem Jahre nach der Anschaffung von Nachbau aus Petkuser Roggen oder Svalöfer Ligowohafer „verbessertes Saatgut“ anbieten!

Ich möchte daher daran festhalten, dass es die Pflicht jedes gewissenhaften Züchters ist, wenn er in seinen Prospekten die Käufer über die tatsächlich bestehenden Verhältnisse aufzuklären versucht, ihnen deutlich zu sagen, dass tatsächlich unsere sämtlichen Hochzuchten nicht von selbst auf der Höhe bleiben, die sie dank züchterischer Arbeit erreichten, sondern mit dem Moment, wo die züchterische Tätigkeit aufhört, entarten können und, wie die Erfahrung lehrt, tatsächlich trotz ihrer relativ hohen Konstanz entarten.

Ich erlaube mir, an diese Erwiderung noch folgendes anzuknüpfen:

Nach den Erfahrungen, die wir in Deutschland mit wohl sämtlichen Pedigreezuchten (Zucht aus einer Pflanze oder einem Korn) gemacht haben, scheint folgendes festzustehen:

1. Es kann in der ersten und folgenden Generationen eine nach wesentlichen Merkmalen überaus gleichförmige Nachzucht entstehen.

2. Äußere Umstände, diese sind meist nachweisbar, und andere Ursachen können wesentliche Formänderungen hervorbringen, und

zwar in jeder beliebigen Generation. Es kann also eine Pedigreezucht sich ganz kurze Zeit oder lange konstant erhalten, ganz wie zufällige Umstände einwirken. Ist dies richtig, so möchte ich den Verdacht äußern, dass dies Verhalten der Pflanzen ein nicht unwichtiger Einwand gegen diejenige Auffassung ist, wonach die Vererbung elterlicher Eigenschaften nur von der Zahl der Komponenten — ich wähle absichtlich keinen bestimmteren Ausdruck — bestimmt wird, welches von jedem Elter der folgenden Generation auf den Lebensweg mitgegeben wird. Man könnte vielleicht meinen, dass, wenn ein Frosttag genügt, um eine große Zahl von Individuen einer bisher völlig konstanten Pflanzenvarietät zu wesentlichen Veränderungen zu veranlassen, und zwar häufig mit dem Erfolge, dass die verschiedensten neuen Formen auf einmal entstehen, unmöglich das Mischungsverhältnis der von den Eltern herrührenden Komponenten für die Form der Kinder ohne weiteres entscheidend ist. —

Ich möchte in eine weitere Erörterung dieser Frage hier nicht eintreten, wollte aber doch nicht unterlassen, darauf hinzuweisen, welche prinzipielle Bedeutung den geschilderten Vorgängen vielleicht beiwohnt.

Nassenheide, den 6. August 1906.

Jacques Loeb. Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen.

8°. VI und 324 Seiten. 61 Abbildungen. Leipzig 1906. Johann Ambrosius Barth.

Ders. Untersuchungen über künstliche Parthenogenese.

Deutsche Ausgabe, unter Mitwirkung des Verfassers herausgegeben von E. Schwalbe. Kl. 8°. VIII u. 532 Seiten. 12 Abbildungen. Leipzig 1906. Joh. Ambr. Barth.

Unter dem etwas hochgegriffenen Titel „Dynamik der Lebenserscheinungen" bringt der unermüdliche, hochberühmte Entdecker der künstlichen Parthenogenese eine Reihe von Vorlesungen, welche er an der Columbia-Universität in New-York gehalten hat. Sie enthalten eine Darstellung der Ansichten über die wichtigsten Probleme der Biologie, zu denen der Verf. hauptsächlich auf Grund eigener Forschungen gelangt ist. Was er über die Bedeutung der Salze oder ihrer Ionen, über Tropismen, Befruchtung, Vererbung u. s. w. zu sagen weiß, ist zwar noch weit davon entfernt, als gutbegründete Hypothesen die Einsicht in den Zusammenhang der Erscheinungen klarzustellen, aber wesentliche Bausteine zu jeder zukünftigen Theorie hat er durch seine mannigfaltigen, meist ingeniösen Versuche beigebracht. So wird jeder Biologe seinen Ausführungen mit Interesse folgen.

Das zweite Buch bringt gleichsam die Aktenstücke zum Beleg für einen großen Teil dessen, was im ersten vorgetragen wird. Es enthält die einzelnen im Verlauf der letzten Jahre von Herrn Loeb veröffentlichten Abhandlungen, in welchen er seine Entdeckungen dargestellt hat. Die meisten derselben wurden zuerst in verschiedenen Journalen veröffentlicht und erscheinen hier in deutscher Übersetzung, einige schon früher deutsch in Pflüger's Archiv veröffentlichte Arbeiten in erneutem Abdruck. Wer in den einschlägigen oder verwandten Gebieten der Biologie arbeitet, wird diese Sammlung mit Freuden begrüßen, welche so wichtige, zum Teil schwer zugängliche Arbeiten zu bequemer Benutzung in dem handlichen Bande vereinigt. J. R.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der kgl. bayer. Hof- u. Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**
Professor der Botanik — Professor der Zoologie
in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal
Prof. der Physiologie in Erlangen.

**Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.**

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

XXVII. Bd. 15. Januar 1907. № 2 u. 3.

Studien über die Wasserversorgung der Pflanzen.

Von A. Ursprung.

(Schluss.)

2. Abgabe des Wassers und der gelösten Stoffe an die Leitungsbahnen.

a) Abgabe des Wassers.

Die Abgabe von Wasser ist einmal physikalisch zu erklären, wenn — entsprechend der Wasserausscheidung der Nektarien — der osmotische Wert des Gefäßinhaltes größer ist als derjenige der parenchymatische Mantelzellen. Dieser Erklärungsversuch ist daher in allen jenen Fällen a priori ausgeschlossen, in welchen der Blutungssaft nur Spuren gelöster Stoffe enthält. Bei Vorhandensein der nötigen Konzentrationsdifferenz handelt es sich aber — auch ohne Berücksichtigung der quantitativen Seite — höchstens bei dem Vorgang des Wasserübertrittes aus den Mantelzellen in die Leitungsbahnen um einen rein physikalischen Prozess, während die Herstellung und Erhaltung des Diffusionsgefälles ohne die Lebenstätigkeit der Mantelzellen undenkbar ist. Da die Ausscheidung osmotisch wirksamer Substanz in die Gefäße physikalisch nur bis zum Diffusionsgleichgewicht erfolgen kann, eine Wasserabgabe aber erst möglich wird, wenn dieses Gleichgewicht überschritten ist, so muss noch ein anderer Faktor eingreifen, um das nötige Diffusionsgefälle zu erzeugen. Bei den Nektarien besteht der einfachste Modus

darin, dass die Konzentration der ausgeschiedenen Lösung durch Wasserverdunstung erhöht wird; dies ist natürlich beim Bluten der Wurzeln von vornherein ausgeschlossen. Eine weitere Möglichkeit ist dann gegeben, wenn auf irgendeine Weise, etwa durch Umwandlung des Zuckers in Stärke, der osmotische Wert der sezernierenden Zellen abnimmt. Damit aber die osmotisch wirksame Substanz nicht wieder in die Mantelzellen zurückdiffundiert. muss man auch hier, wie bei den Nektarien, eine Änderung der Permeabilität der Plasmahaut annehmen. Dieser neue Permeabilitätszustand darf aber nicht lange beibehalten werden, da sonst das Diffusionsgefälle nach kurzer Zeit wieder ausgeglichen und ein weiterer Wassertransport unmöglich würde. Wir sind also genötigt, einen beständigen rhythmischen Wechsel der Permeabilität, verbunden mit entsprechenden Schwankungen im osmotischen Wert des Mantelzelleninhaltes, anzunehmen. Endlich aber kann das Gefälle auch durch eine aktive Arbeitsleistung des Protoplasten gegen die osmotischen Kräfte entstanden sein.

Ist der Blutungssaft substanzarm, so finden sich zur physikalischen Erklärung in der Literatur[1]) die folgenden Möglichkeiten vor:

1. Differenzen des osmotischen Wertes im Innern der blutenden Zellen.
2. Entsprechende Temperaturunterschiede.
3. Periodische Volumschwankungen der Zellen verbunden mit Verschiedenheiten des Filtrationswiderstandes.

Die Differenzen im osmotischen Werte müssen so beschaffen sein, dass der höhere Wert auf der vom Gefäß abgekehrten Seite der Mantelzelle sich findet[2]). Die Erhaltung dieser Differenz ist nur unter ständiger Arbeitsleistung der lebenden Zelle möglich, da die Diffusionsenergie natürlich eine gleichmäßige Mischung anstrebt. Ob die geforderte Differenz aber auch wirklich besteht, ist unbekannt.

Die Vorstellung der Wirksamkeit von Temperaturdifferenzen ist zwar physikalisch zulässig, verliert aber sofort ihre Bedeutung, wenn man bedenkt, wie außerordentlich gering der Einfluss der Temperatur auf den osmotischen Druck ist.

Die periodischen Volumschwankungen können durch periodische Schwankungen des Turgordruckes hervorgerufen werden, so lange die Membran die nötigen elastischen Eigenschaften besitzt. Nun sind aber solche Volumschwankungen im Wurzelparenchym rein hypothetischer Natur und durch gar keine Beobachtungen wahrscheinlich gemacht[3]). Ferner ist eine ständige Auspressung von

---

1) Pfeffer, Studien zur Energetik der Pflanze. Leipzig 1892, p. 265.

2) Das Gefälle muss also in entgegengesetztem Sinne verlaufen als das in der Wurzelrinde zur Ermöglichung einer Diffusionsströmung des Wassers nötig war.

3) Die periodischen Schwankungen im Volum der Stämme (Zunahme während der Nacht, Abnahme am Tag; Sachs, Vorlesungen, p. 601) sind natürlich nicht

Wasser auf einer Seite ohne nachherige Einsaugung auf derselben Seite nur unter Annahme einer periodischen Regulierung der Filtrationsfähigkeit möglich. Wenn in einem mit Wasser gefüllten, zylindrischen, porösen Gefäß, das oben mit einem Kolben verschlossen ist, die Wand auf der linken Hälfte einen kleineren Filtrationswiderstand besitzt als auf der rechten, dann wird beim Herabstoßen des Kolbens mehr Wasser auf der linken Seite ausfließen, als auf der rechten; umgekehrt muss aber auch beim Heraufziehen des Kolbens in gleichem Verhältnis auf der linken Seite mehr Wasser aufgenommen werden, so dass auf diese Weise ein einseitiger Wassertransport nicht zustande kommen kann. Dagegen lässt sich dies durch einen periodischen Wechsel des Filtrationswiderstandes erreichen, indem derselbe auf der linken Seite zur Zeit der Volumabnahme kleiner, zur Zeit der Volumzunahme aber größer ist als auf der rechten Seite. Da Zellhaut und Plasma imbibitionsfähig und daher für Wasser permeabel sind, so müsste bei der Kontraktion der Mantelzelle, selbst bei Vorhandensein der vorausgesetzten Periodizität im Filtrationswiderstand, Wasser nicht nur in das Gefäß, sondern auch in das angrenzende Parenchym und event. in den Boden gepresst werden, was jedenfalls vom rein physikalischen Standpunkt aus eine sehr wenig zweckmäßige Einrichtung wäre. Dieser Übelstand ließe sich durch eine vollständige Verhinderung des zentrifugalen Wasseraustrittes beseitigen, was aber nur durch eine direkte Arbeitsleistung des Protoplasten der Mantelzellen oder durch eine zentripetale Druckwirkung der anstoßenden Parenchymzellen möglich ist. Zu diesen Schwierigkeiten gesellt sich noch eine weitere, die sich auf die physikalische Möglichkeit einer Kontraktion bezieht. Grundbedingung ist natürlich eine elastisch gedehnte Zellhaut, so dass also der ganze Vorgang sowohl bei Fehlen der Dehnung, wie bei Fehlen der Elastizität undenkbar bleibt. Bei einer in der Wurzel befindlichen Zelle sind nun aber solche Volumveränderungen nicht so leicht ausführbar, wie bei einer isolierten, da eben in einem Gewebe Zelle an Zelle grenzt und infolgedessen die Vergrößerung einer Zelle nur unter entsprechender Verkleinerung der Nachbarinnen vor sich gehen kann, wenn der Umfang des ganzen Organs (Wurzel) derselbe bleibt und entsprechende Interzellularen fehlen.

Wenn somit eine einseitige Wasserauspressung durch periodische Volumveränderungen der Mantelzellen auch nicht a priori unmöglich ist, so erfordert sie doch eine solche Menge weiterer Annahmen, dass sie zum mindesten unwahrscheinlich erscheint. Als bester physikalischer Erklärungsversuch bleibt somit der erste übrig, der

---

in diesem Sinne zu verwerten, da eine täglich einmal erfolgende Volumabnahme nur einen minimalen Bruchteil des tatsächlich beförderten Wassers liefern könnte.

innerhalb der Zelle Verschiedenheiten im osmotischen Wert voraussetzt. Aber auch er verliert bedeutend an Glaubwürdigkeit, wenn man ausrechnet, wie stark ungefähr diese Differenzen bei größerem Blutungsdrucke sein müssten. Da der Blutungsdruck bis 2,5 Atm. betragen kann, so müsste in diesem Falle jede Mantelzelle Wasser mit einer Kraft auspressen, die 2,5 Atm. übersteigt[1]). Um aber eine solche Kraft zu erzeugen, sind ganz enorme Konzentrationsunterschiede erforderlich. Nehmen wir an, der Zellsaft der Mantelzelle habe auf der dem Gefäß zugekehrten Seite den geringsten osmotischen Wert, er sei z. B. isosmotisch mit einer 2°/₀igen Rohrzuckerlösung, dann wird Wasser in das Gefäß eingepresst, sobald und solange der Turgor größer ist als 101,6 cm Hg. Der maximale Druck, unter welchem die Wasserausscheidung erfolgt, ist natürlich bedingt durch den osmotischen Wert des übrigen Zellsaftes. Bei einem Blutungsdruck von 2,5 Atm. muss der mittlere osmotische Druck der Zelle mindestens 2,5 Atm. + 101,6 cm Hg betragen, was nur möglich ist, wenn der osmotische Wert an anderen Stellen derselben Zelle größer ist als der einer 6°/₀igen Rohrzuckerlösung. Falls der osmotische Druck durch Rohrzuckerlösung erzeugt würde und an den einen Stellen eine Konzentration von 2°/₀ besteht, so müsste an anderen eine solche von mehr als 6°/₀ erzeugt und erhalten werden. Die Herstellung und Erhaltung eines solch enormen Gefälles innerhalb der minimalen Dimensionen einer Zelle ist aber mehr als unwahrscheinlich. Sollten die den physikalischen Erklärungsversuchen zugrunde liegenden unwahrscheinlichen Voraussetzungen wirklich nicht erfüllt sein, so würde man auch beim Bluten ein direktes Eingreifen der Lebenstätigkeit anzunehmen haben und nicht nur ein indirektes, wie bis jetzt.

Statt die Pumpwirkung nur in die Mantelzellen zu verlegen, könnte man sich dieselbe auch auf die Epidermiszellen und Wurzelhaare oder eine zwischenliegende Zellschicht lokalisiert denken; ferner liegt die Möglichkeit vor, dass die ganze Wurzelrinde gleichmäßig beteiligt ist. Eine Einschränkung der Pumpwirkung auf die Epidermis ist a priori wenig wahrscheinlich, da die Wurzelrinde einen recht unzweckmäßigen Filtrationswiderstand verursachen würde; direkt widerlegt wird diese Annahme durch die Tatsache, dass die Wurzel auch nach der Entrindung blutet[2]). Schon früher (p. 6) waren wir übrigens zum Schlusse gelangt, dass allen Rindenzellen der Wurzel Blutungstätigkeit zuzuschreiben ist.

Die Schwierigkeiten einer physikalischen Erklärung der Wasser-

1) Würde in einer Zelle die Kraft nicht so groß sein, so müsste eine Filtration des Wassers in die Wurzelrinde und den Boden erfolgen und es wäre daher in anderen Zellen eine noch viel stärkere Pumpwirkung nötig, um das Zustandekommen des Blutungsdruckes zu ermöglichen.

2) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. I, p. 250.

abgabe an die Leitungsbahnen werden noch größer bei Betrachtung der **quantitativen** Seite. Die Abgabe einer genügenden Wassermenge hängt nicht nur von der Stärke der Pumpwirkung der einzelnen Zellen, sondern auch von der Anzahl der wirksamen Zellen ab. Unter sonst gleichen Umständen ist die gelieferte Wassermenge gleich dem Produkt aus dem Erguss einer Pumpe und der Zahl der Pumpen, so dass also auch wenig leistungsfähige Pumpen genügen können, wenn nur ihre Menge groß genug ist. Die starke Reduktion, welche das Wurzelsystem oft erleiden kann, ohne die Wasserversorgung nachweisbar zu schädigen, zeigt übrigens, dass die Leistungsfähigkeit recht bedeutend sein kann. Jedenfalls muss den Mantelzellen, damit sie genügend Wasser abgeben können, eine entsprechende Wassermenge zugeführt werden, was nur durch eine Blutungstätigkeit der Rindenzellen möglich erscheint, da die Diffusion zu langsam wirkt. Solange man aber das Bluten auf die bekannte Weise physikalisch erklären will, ist die Möglichkeit eines genügenden Wassernachschubes nicht einzusehen, da auch hier dieselbe langsam wirkende Diffusion als bewegende Kraft angenommen wird. Von der Bedeutung der Plasmaströmung, Druckfiltration und Kohäsion für die Wasserbewegung durch die Wurzel wurde früher schon gesprochen.

Ein experimenteller Beweis für die Unmöglichkeit einer physikalischen Erklärung des Blutens ist durch Abtötungs- oder Narkotisierungsversuche nicht zu erbringen. Die betreffenden Versuche (Abtötung, Entziehung von Sauerstoff, Einwirkung von Chloroform, niederer Temperatur)[1]) haben — wie a priori zu erwarten war — gezeigt, dass die Lebenstätigkeit der aktiven Zellen zum Bluten nötig ist; ob aber die Einwirkung eine direkte oder indirekte ist, lässt sich hieraus nicht ersehen.

b) Abgabe der gelösten Stoffe.

So lange die gelösten Stoffe als vom Wasser mitgeführt betrachtet werden können, decken sich die Erklärungen der Salz- und Wasserbewegung im wesentlichen. Der verschiedene Gehalt des Blutungssaftes kann durch verschiedenen Gehalt der Wurzelzellen an gelösten Stoffen oder durch Differenzen in der Permeabilität der Hautschicht erklärt werden. Der Fall eines Blutungssaftes, der größere Konzentration als der Zellsaft besitzt, wurde schon früher besprochen.

Aus dem Bisherigen geht hervor, dass ein genügender Wassertransport durch die Wurzelrinde bis in die Leitungsbahnen selbst

1) **Pfeffer**, Pflanzenphysiologie, Bd. I, p. 246.

dann zurzeit nicht physikalisch erklärt werden kann, wenn man von der Erzeugung und Erhaltung der Semipermeabilität und der Diffusionsgefälle absieht.

II. Bewegung des Wassers und der gelösten Stoffe durch das Blattparenchym und Abgabe des Wassers an die Luft.

Da tote Blätter — ceteris paribus — mehr Wasser verlieren als lebende[1]), so ist damit erwiesen, dass eine genügende Wasserabgabe auch ohne Lebenstätigkeit vor sich gehen kann; diese ist vielmehr notwendig, um eine zu starke Transpiration zu verhindern. Das raschere Vertrocknen einer toten Spreite kann sowohl auf stärkerem Wasserverlust, wie auch auf schwächerer Wasserzufuhr beruhen. Dass der Verlust größer ist, wurde bereits erwähnt; wie es sich mit der Zufuhr verhält, ist zurzeit noch nicht untersucht. Die Bewegung der Salze im Blattparenchym bietet für uns kein Interesse und kann daher übergangen werden.

Was die Natur der physikalischen Kräfte betrifft, so kommen jedenfalls Imbibition und Osmose in erster Linie in Betracht. Die eigentümlichen Ansichten Böhm's wurden von Godlewski[2]) einer sachlichen Kritik unterzogen.

III. Wanderung des Wassers und der gelösten Stoffe von der Stelle der Aufnahme in die Leitungsbahnen bis zur Stelle der Abgabe aus denselben[3]).

A. Die an der Leitung (als Leitungsbahnen oder in anderer Weise) beteiligten Zellen.

Im Holzkörper, der bei der genauer hierauf geprüften Buche[4]) für eine genügende Leitung (vielleicht mit Ausnahme der jüngsten Teile) ausreicht, finden wir 1. Parenchym, 2. Libriform, 3. Gefäße und Tracheiden. Was die rein qualitative Seite betrifft, so besteht kein Zweifel, dass in jeder dieser Zellformen Wasser geleitet werden kann.

1. Wäre das Parenchym nicht leitungsfähig, so könnte überhaupt kein Wasser in die Pflanze kommen. Bei der Beurteilung der Größe des Leitungsvermögens beruft man sich auf die Versuche Westermaier's[5]), nach denen in schlaffen Wassergewebs-

1) Burgerstein, Die Transpiration der Pflanzen. Jena 1904, p. 158.

2) Godlewski, Zur Theorie der Wasserbewegung in den Pflanzen. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., 1884, p. 571.

3) Wir rechnen hier das Wurzel- und Blattparenchym nicht zu den Leitungsbahnen, obschon natürlich ohne die Leitfähigkeit dieser Gewebe die Existenz der Pflanze unmöglich wäre.

4) Ursprung, Die Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLII, 1906, p. 526.

5) Westermaier, Unters. über die Bedeutung toter Röhren. Sitz.-Ber. d. preuß. Akad. 1884, p. 1105.

streifen, die in feuchter Luft sich befinden und unten in Wasser tauchen, eine bis zur Turgeszenz gehende Wasseraufnahme nur etwa 3 cm weit erfolgt. Damit nun aber die am Wassergewebe einiger Blätter gefundenen Resultate auf das Holzparenchym übertragen werden können, genügt es nicht, dass beide Gewebe in die von uns aufgestellte Gruppe des Parenchyms eingereiht werden. Wichtiger als die äußere Gestalt ist der Inhalt und das physiologische Verhalten einer Zelle, und die Verteilung der Farbstoffe, Reservestoffe etc. zeigt, dass die parenchymatischen Zellen in dieser Beziehung starke Verschiedenheiten besitzen. Man ist also nicht berechtigt zu generalisieren und dem Holzparenchym deshalb eine größere Leitungsfähigkeit abzusprechen, weil sie dem Wassergewebe fehlt. Dass das Holzparenchym in quantitativer Hinsicht nicht ausreicht, wurde experimentell durch die Verstopfungsversuche bewiesen, bei denen das Holzparenchym lebend blieb. Anderseits geht aber aus meinen Abtötungsversuchen hervor, dass bei den Versuchspflanzen die lebenden parenchymatischen Elemente des Holzes am Saftsteigen beteiligt sind.

2. Wenn die Tracheiden als Leitbahnen fungieren, dann kann man dem Libriform ein ähnliches Verhalten a priori nicht absprechen, da anatomisch sehr viele Übergänge vorkommen und es sich um tote Elemente handelt. Die Unterschiede in der Funktion werden voraussichtlich quantitativer Natur sein und es wird von den speziellen Verhältnissen abhängen und nur durch entsprechende Versuche zu entscheiden sein, ob und wie stark das Libriform in einem bestimmten Falle an der Leitung teilnimmt[1]).

3. Dass in erster Linie das Lumen der Gefäße und Tracheiden als Leitbahn dient, kann als erwiesen betrachtet werden. Näheres über die Art und Weise, in der sich das Wasser bewegt, ist aber zurzeit nicht bekannt, denn Beobachtungen an intakten Stengeln fehlen vollständig und bei den vorliegenden Untersuchungen von Vesque und Capus wurde die quantitative Seite der Frage nicht berücksichtigt.

B. Die für die Leitung in Betracht kommenden Kräfte.

Um die Größe der zur Leitung nötigen Kräfte richtig beurteilen zu können, ist es vor allem notwendig, außer der Menge und der Geschwindigkeit des zu leitenden Wassers auch die Widerstände zu kennen, die einer Verschiebung des Wassers entgegentreten.

In erster Linie kommen hier die Bestimmungen von Janse[2])

1) Nach Schwendener (Unters. über d. Saftsteigen. Sitz.-Ber. d. preuß. Akad. 1886, p. 587) ist das Weidenholz nach Verstopfung der Gefäße mit Kakaobutter in hohem Grade durchlässig, weil das Libriform dünnwandig ist.

2) Janse, Die Mitwirkung der Markstrahlen bei der Wasserbewegung im Holze. Pringsh. Jahrb. Bd. XVIII, 1887.

in Betracht. Derselbe stellte experimentell die Höhe der Wassersäule fest, die in der Zeiteinheit durch ein Sprosstück so viel Wasser pressen konnte, als in demselben Sprosstück bei der Transpiration Wasser geleitet werden musste[1]). Hiernach dürfte bei einem Druckunterschied von 1 Atm. *Ginkgo* nicht höher als 0,5 m, *Abies* nicht höher als 0,5 m, *Pinus Strobus* nicht höher als 1 m werden, da bei dem vorhandenen Filtrationswiderstand das Wasser nicht über eine größere Strecke in genügender Menge gepresst werden konnte. Da nun aber in diesen Pflanzen das Wasser faktisch höher hinauf in ausreichender Weise transportiert wird, so müssen entweder die zur Verfügung stehenden Kräfte größer oder der Filtrationswiderstand kleiner sein. Janse machte auch, in richtiger Erkenntnis der Sachlage, darauf aufmerksam, dass es nicht nur darauf ankommt, dass eine Druckdifferenz ausgeglichen wird, sondern vor allem auch darauf, wie rasch dies geschieht. Er unterschied zwischen dem statischen Widerstand einer Membran, der gemessen wird durch die Höhe der Druckdifferenz, die dauernd an einer Seite einer Membran bestehen kann ohne durch Filtration ausgeglichen zu werden, und dem dynamischen Widerstand, der durch den Überdruck gemessen wird, der die Flüssigkeit mit einer bestimmten Geschwindigkeit durch die Membran befördert. Der statische Widerstand des Coniferenholzes ist nach den Bestimmungen von Janse annähernd Null, dürfte aber bei größerem Luftgehalt des Holzes bedeutend höhere Werte erreichen[2]). Der dynamische Filtrationswiderstand hängt natürlich ganz von der verlangten Geschwindigkeit ab; seine Bestimmung wird daher besonders dann physiologisches Interesse besitzen, wenn, wie das bei den Versuchen Janse's der Fall war, entweder der angewendete Überdruck, oder die erzielte Geschwindigkeit mit den Verhältnissen in der Pflanze übereinstimmen. Weil hierauf gewöhnlich keine Rücksicht genommen wurde, so können an dieser Stelle die Versuchsresultate von Sachs, Nägeli, Schwendener etc. unerwähnt bleiben.

1. Die in Betracht kommenden rein physikalischen Kräfte.

a) Kapillarität. Dass in einem kapillaren System bei Vorhandensein entsprechender Menisken die Kapillarität eine gewisse

1) Da die Zahl der funktionierenden Leitungsbahnen geringer sein kann als die Zahl der Bahnen, durch die Wasser gepresst wurde, so kann die Höhe der Wassersäule zu gering ausgefallen sein. Da ferner das geleitete Wasser nicht gleich dem abgegebenen sein muss, so brauchen die erhaltenen Zahlen auch aus diesem Grunde nicht die wünschbare Genauigkeit zu besitzen. Die Versuche wurden an kürzeren Sprosstücken ausgeführt und für den ganzen Spross der Widerstand berechnet, unter der richtigen Voraussetzung, dass — ceteris paribus — der Filtrationswiderstand der Länge des Holzstückes proportional sein wird.

2) Schwendener, Unters. über das Saftsteigen. Sitz.-Ber. d. preuß. Akad. 1886, p. 19.

Rolle spielt, ist ohne weiteres klar und es kann sich daher von vornherein nur darum handeln, die Bedeutung der Kapillarkräfte zu ermitteln. Fasst man als Kapillarsystem nur die Lumina der Gefäße und Tracheiden ins Auge, so genügt die Kapillarität (auch bei Vernachlässigung der Querwände und Luftblasen) schon rein qualitativ nicht, entsprechend dem Zusammenhang zwischen Steighöhe und Durchmesser[1]), der nicht nur für Glaskapillaren gilt, sondern für alle Kapillaren, deren Wände benetzbar sind. Bei dem Vorhandensein Jamin'scher Ketten wirkt die Kapillarität bekanntlich in erster Linie auf die Wassersäulchen nicht bewegend, sondern haltend. Fehlen dagegen Jamin'sche Ketten, sind also in der Pflanze die Gefäße und Tracheiden vollständig mit Wasser gefüllt, dann fehlen in dem genannten Kapillarsystem auch die Menisken. Eine Kapillarwirkung ist daher ausgeschlossen und es können dann, als in ähnlichem Sinne wirkend, nur noch die Imbibitionskräfte gedeutet werden, die mit Hilfe der Kohäsion ihren Einfluss auch auf den Inhalt der Leitungsbahnen auszuüben hätten. Liegen aber die Verhältnisse so (zusammenhängende Wassersäulen mit Menisken, entsprechende Steighöhe), dass die Kapillarkräfte in qualitativer Hinsicht genügen, dann reichen sie — wie Nägeli und Schwendener experimentell zeigten — quantitativ nicht aus um selbst bei relativ geringer Höhe einen auch nur mäßigen Verbrauch zu ersetzen.

Fasst man als Kapillarsystem die Membraninterstitien ins Auge, so geht aus den zur Widerlegung der Imbibitionshypothese ausgeführten Versuchen deutlich hervor, dass eine genügende Menge Wasser auf diese Weise nicht befördert werden kann. Dasselbe zeigt auch das Verhalten gestutzter Äste und Zweige.

b) Wurzeldruck. Eine von den Wurzeln ausgehende Druckwirkung kann schon deshalb keine allgemeine Bedeutung haben, weil sie zur Zeit des stärksten Transportes fehlt oder doch jedenfalls im Vergleich zur Baumhöhe sehr gering ist.

c) Saugwirkung der Blätter. Da das denkbare Maximum 1 Atm. nicht übersteigen kann, so ist eine Hebung über 10 m Höhe auch bei Vernachlässigung aller Widerstände ausgeschlossen[2]). Nach Schwendener's Berechnungen geht die Saugwirkung nicht über 4—5 m hinaus. Sie reicht also für Pflanzen, die höher als die angegebene Länge sind, schon in qualitativer Hinsicht nicht aus.

---

1) Z. B. Durchmesser = 0,1 mm, Steighöhe = 30 cm,
„ = 0,01 mm. „ = 3 m.

2) Dieses Resultat bedarf einer Korrektion, sobald die Verhältnisse so liegen, dass die Kohäsion des Wassers zur Wirkung kommen kann. Wenn ferner statt zusammenhängender Wassersäulen Jamin'sche Ketten vorhanden sind, so hängt die Tragweite der Saugung von der Gliederlänge ab und kann unter Umständen 13—14 m betragen (Schwendener, Kritik der neuesten Unters., p. 25).

Die Berücksichtigung der Quantitätsfrage hat nur einen Sinn für Pflanzen unter 4—5 m Höhe. Aus den Untersuchungen von Janse folgt, dass selbst bei einer Druckdifferenz von 1 Atm. bei den verwendeten Versuchspflanzen eine genügende Menge Wasser nur über eine Länge von 0,5—1 m geleitet werden konnte. Da aber die faktisch vorkommenden Druckunterschiede viel geringer sind, so muss die Leistung der Saugung noch bedeutend reduziert werden. Ob in niederen Kräutern die von den Blättern ausgeübte Saugung zu einem genügenden Wassertransport ausreicht, ist noch näher zu untersuchen.

d) Kohäsion. Die Kohäsion wirkt nicht bewegend in ähnlichem Sinne wie etwa die Saugung der Blätter; ihre Bedeutung kann nur darin bestehen, dass sie eine durch andere Kräfte verursachte Bewegung über eine längere Strecke ermöglicht, als das sonst der Fall sein würde. Askenasy[1]) nahm an, dass das Saftsteigen durch die Imbibitionskraft der Zellwände der Blätter und die Kohäsion des Wassers erfolgt. Hiernach bewirkt die Sonnenwärme die Verdunstung an der Außenfläche der Mesophyllzellen, die Imbibitionskraft der Wand dieser Zellen saugt Wasser aus dem Innern auf und vermehrt dadurch die osmotische Kraft. Diese übt einen Zug aus, der sich vermöge der Kohäsion des Wassers bis zur Wurzel fortsetzt und so an die lebenden Zellen der Wurzel gelangt. Hier setzt er sich wieder in osmotische Kraft um, die dann, wenn die Wurzeln an Wasser grenzen, zur Aufnahme desselben in die Pflanze führt. Hiernach liegt die eigentliche Hebungskraft in der Imbibition, denn wenn die Membran kein Wasser mehr an sich reisst, dann findet auch, trotz der Kohäsion, keine Wasserbewegung mehr statt. Jeder Trockenast, der wenige Dezimeter rückwärts an frisches Holz grenzt, zeigt, dass die Imbibitionskräfte wenig leistungsfähig sind und dass daher eine quantitative Erklärung auf diesem Wege ausgeschlossen ist. Dasselbe zeigen auch meine Versuche, bei welchen durch partielle Abtötung von Stämmen und Ästen die Imbibitionskraft der Mesophyllzellen nicht verringert werden konnte, während ein ausreichender Wassertransport unmöglich wurde. Es ist daher kaum nötig, darauf hinzuweisen, dass sich durch die weitere Zuhilfenahme der osmotischen Saugung der Mesophyllzellen eine neue Schwierigkeit ergibt, die so lange bestehen bleibt, als nicht nachgewiesen ist, dass diese Saugung einen größeren Wert besitzt als der Zug der — hypothetischen — durch Kohäsion zusammenhängenden Wassersäule, vermehrt um die Filtrationswiderstände von der Wurzel bis zum Blatt.

Die Kohäsionswirkung, welche zwei aufeinanderfolgende Quer-

1) Askenasy, Beiträge zur Erklärung des Saftsteigens. Verh. d. nat. Ver. zu Heidelberg, 1896, p. 3.

schnitte einer Wassersäule aufeinander ausüben, hört auf, sobald diese Querschnitte voneinander getrennt werden. Bei partieller Trennung besitzt sie noch einen Bruchteil des anfänglichen Wertes, bei vollständiger Trennung verschwindet sie ganz. In den Jamin'schen Ketten, in welchen die aufeinanderfolgenden Wassersäulen beinahe vollständig getrennt sind, kann daher kein Kohäsionszug angenommen werden. Die letzte Möglichkeit liegt in der Voraussetzung, die notwendigen zusammenhängenden Wassersäulen seien durch seitliche Verbindungen durch die Gefäß- und Tracheidenwände hindurch hergestellt. Diese Voraussetzung ist aber nichts weniger als selbstverständlich und die besten Untersuchungen, die wir zurzeit hierüber besitzen, sprechen gegen ihre Richtigkeit[1]). Aber selbst dann, wenn diese Voraussetzung zutreffen würde, so wäre erst ein System geschaffen, in dem eine Wirkung der Kohäsion denkbar ist, ob dieselbe aber auch wirklich in ausschlaggebender Weise eingreift, wäre erst noch nachzuweisen. Nach unseren jetzigen Kenntnissen ist dies mindestens sehr unwahrscheinlich. Bei dem Durchsetzen der außerordentlich zahlreichen Zellwände wird der dynamische Filtrationswiderstand sehr gesteigert und es geht aus den Versuchen Janse's, die doch nur Minimalwerte ergaben, zur Genüge hervor, dass schon in einem relativ kurzen Holzstück die Filtrationswiderstände größer werden als das Maximum der vorausgesetzten Kohäsion. In Wirklichkeit ist aber die Bedeutung der Kohäsion, wie aus dem Vorhandensein der Jamin'schen Ketten hervorgeht, eine noch viel geringere. Wenn diese nicht einmal imstande ist, in einem in der Spitze der Baumkrone befindlichen Gefäßrohr die Kontinuität der Wassersäule zu wahren, wie sollte sie es dann bei der Einschaltung einer Unzahl von Zwischenwänden auf eine mehr als hundertmal längere Strecke zu tun vermögen? Die Kohäsionshypothese wird ferner a priori unwahrscheinlich gemacht durch die notwendige Voraussetzung einer enorm starken osmotischen Saugung des Blattparenchyms, bei hohen Bäumen, durch die resultierende große negative Spannung des Wassers in den Zweigspitzen, durch die Zunahme der Gefahr des Reißens der Wassersäulen mit der Zunahme der Notwendigkeit dieses Reißen zu vermeiden (Baumhöhe, Erschütterung). Es besitzt also erstens die Imbibitionskraft, die das Wasser nach der Kohäsionshypothese bewegen soll, nicht im entferntesten die genügende Leistungsfähigkeit. Zweitens ist das physikalische Maximum der Kohäsion im Vergleich zum Filtrationswiderstand in höheren Bäumen äußerst gering. Drittens kann die Kohäsion in der Pflanze nur eine relativ unbedeutende Größe erreichen.

1) Schwendener, Untersuchungen über das Saftsteigen. Sitz.-Ber. d. preuß. Akad. 1886, p. 581.

Endlich ist leicht einzusehen, dass auch durch das Zusammenwirken der verschiedenen physikalischen Kräfte ein ausreichender Wassertransport wenigstens bei höheren Bäumen nicht erzielt werden kann.

2. Die Tätigkeit der lebenden Zellen.

Eine Tätigkeit der lebenden Zellen muss angenommen werden, wenn sich dieselbe entweder direkt nachweisen lässt oder wenn gezeigt werden kann, dass die vorhandenen physikalischen Kräfte nicht ausreichen. Dass es zurzeit nicht möglich ist, das Saftsteigen in höheren Bäumen mit den bekannten physikalischen Kräften zu erklären, ist von Schwendener[1]) schon längst nachgewiesen worden und andererseits habe ich[2]) gezeigt, dass bei sämtlichen (krautigen und baumartigen) Versuchspflanzen eine ausreichende Wasserversorgung unmöglich wird, wenn die lebenden Zellen der leitenden Organe auf eine gewisse Strecke abgetötet worden sind.

Auf die Frage, welche lebende Zellen in Betracht kommen, gaben meine Versuche mit *Fagus* einigen Aufschluss. Sie zeigten, dass in den älteren Teilen der untersuchten Buchensprosse die Rindenzellen ohne Einfluss auf das Saftsteigen sind und dass auch in den jüngsten Teilen eine event. Einwirkung nicht bedeutend sein kann. Dagegen haben die lebenden Zellen des Holzkörpers Bedeutung und zwar an der Basis, der Spitze und den dazwischenliegenden Teilen der leitenden Organe. Wenn somit das Vorhandensein lebender Holzzellen für die ganze Länge der untersuchten Pflanzen zu einer ausreichenden Wasserleitung nötig ist, so genügt doch schon, wenigstens auf eine kürzere Strecke, ein kleiner Teil des Querschnittes. Das Entfernen von drei Vierteln des Querschnittes auf eine Länge bis zu beinahe 3 dm hatte während der Versuchsdauer (2 Wochen bis 1 Monat) keinen nachteiligen Einfluss. Ein Vergleich mit den Abtötungsversuchen zeigt, dass es nicht etwa in erster Linie auf die Menge der abgetöteten oder entfernten Holzpartien ankommt, denn die Ausschaltung derselben Menge lebender Zellen wird in dem einen Fall (Intaktlassen von $^1/_2$ oder $^1/_4$ Querschnitt) schadlos erhalten, während in dem andern (Abtöten des ganzen Querschnittes auf entsprechend kürzere Strecke) die Blätter bald vertrocknen.

Die Funktion der lebenden Zellen kann eine verschiedene sein, sie liefern entweder einen Teil der zur Hebung nötigen Kraft oder

---

1) Schwendener, Unters. über das Saftsteigen. Sitz.-Ber. der preuß. Akad. 1886, p. 561. — Ders., Zur Kritik der neuesten Unters. über das Saftsteigen. Sitz.-Ber. d. preuß. Akad. 1892, p. 911.

2) Ursprung, Unters. über die Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen. Beitr. z. Bot. Centralbl. 1904, p. 147. — Ders., Die Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1906, p. 503.

sie haben die Aufgabe, die Gefäße und Tracheiden im leitungsfähigen Zustand zu erhalten, durch Verhinderung einer unvorteilhaften Veränderung des Inhaltes oder der Membran. Die Beteiligung an der Erzeugung der Hebungskraft kann ebenfalls in mehrfacher Weise angenommen werden. Es ist denkbar, dass die Lebenstätigkeit nur notwendig ist, um die Grundbedingungen (z. B. Konzentrationsdifferenzen, Diffusionsgefälle) für das Zustandekommen der Hebungskräfte zu schaffen. Es ist aber auch möglich, dass die lebenden Zellen durch eine direkte Arbeitsleistung, wenn nötig entgegen den osmotischen Kräften, am Wassertransport beteiligt sind.

Das Verhältnis der Kraftkomponenten, die teils von den lebenden Zellen herrühren, teils rein physikalischer Natur sind, ist jedenfalls bei verschiedenen Pflanzen verschieden. Bei *Primula* waren die physikalischen Kräfte ganz oder beinahe ausreichend, während bei *Fagus* den vitalen Komponenten im Vergleich zu den physikalischen eine große Bedeutung zukommt. Je stärker die physikalischen Kräfte sind, um so länger wird auch, ceteris paribus, die tote Strecke sein, über die genügend Wasser befördert werden kann. Bei *Fagus* konnte, bei partieller Abtötung auf 80 cm Länge, das Absterben schon am folgenden Tag beginnen, während die Blätter bis 20 Tage lang turgeszent zu bleiben vermochten, wenn die tote Strecke nur 3 cm lang war. Die Saugwirkung der Blätter konnte nicht einmal dann auch nur während kurzer Zeit genügend Wasser über eine 10 cm lange tote Strecke befördern, wenn diese den saugenden Blattflächen möglichst nahe lag. War die abgetötete Partie nur kurz, so trat das Welken um so später ein, je größer die Zahl der Blätter war; bei langer toter Strecke zeigte sich gerade das umgekehrte Verhalten. Da, wie die Abtötungsversuche zeigten, bei *Fagus* schon eine partielle Abtötung auf eine relativ kurze Strecke sich in verhältnismäßig kurzer Zeit durch unzureichende Wasserzufuhr bemerkbar macht, so ist daraus einmal, wie schon erwähnt, zu schließen, dass der physikalischen Komponente im Vergleich zu der vitalen eine geringe Bedeutung zukommt. Aus den Versuchsresultaten ergibt sich dann ferner, dass die von den einzelnen lebenden Zellen gelieferten vitalen Teilkräfte, deren Gesamtheit die vitale Komponente ausmacht, keine bedeutende Hebung bewirken können. Denn wäre dies nicht der Fall, dann müssten relativ wenige Teilkräfte genügen und die Abtötung kleinerer Zonen könnte nicht von so nachteiligem Einfluss sein. Diese Verhältnisse lassen sich vergleichen mit dem Transport von Wasser aus einem basalen Reservoir auf eine Turmspitze durch ein System superponierter Pumpen, die durch Leitungsröhren miteinander verbunden sind; je geringer die Leistungsfähigkeit der Pumpen ist, um so größer muss, unter sonst gleichen Umständen, ihre Zahl sein. Weiteren Aufschluss gibt der große Unterschied im Versuchsresultat,

je nachdem der ganze Querschnitt oder nur ein Stück desselben tot ist. Diese Versuche zeigen, dass die Hubkraft der Pumpen immer gering bleibt, dass aber der Erguss ganz bedeutend gesteigert werden kann, denn sonst wäre eine ausreichende Wasserversorgung bei Reduktion des Querschnittes auf die Hälfte oder auf ein Viertel undenkbar. Eine solche Einrichtung der Pumpen ist offenbar auch sehr zweckmäßig, denn es wird dadurch vermieden, dass die partielle Verletzung eines Querschnittes tödlich wirkt; dagegen hätte bei einer beinahe oder ganz zusammenhängenden Reihe von Pumpen eine große Hubhöhe keinen Sinn, da die völlige Ausschaltung eines Querschnittes doch den Tod der apikalen Achsenpartie herbeiführt[1]).

Um über die Art und Weise, wie die lebenden Zellen an der Erzeugung der Hebungskraft mitbeteiligt sind, eine Orientierung anzubahnen, dürfte es am besten sein, zuerst die denkbaren Möglichkeiten anzugeben und diese dann an Hand der vorliegenden Tatsachen zu diskutieren. Es ist von vornherein klar, dass hierbei leicht etwas übersehen werden kann; wenn hier dennoch eine Aufzählung der verschiedenen Möglichkeiten versucht wird, so geschieht dies deshalb, weil ich glaube, dass hierdurch eine Förderung der ganzen Frage wird erzielt werden können. Bestimmt formulierte Vorstellungen lassen sich auf ihre Richtigkeit und Vollständigkeit prüfen, bei unbestimmten und in allgemeiner Form gehaltenen Andeutungen ist dies nicht der Fall.

Da sich zurzeit nicht mit Sicherheit sagen lässt, ob die Leitbahnen nur von den Gefäßen und Tracheiden (das event. auch leitende Libriform einbegriffen) oder auch teilweise vom Parenchym gebildet werden, so haben wir zwei Fälle zu unterscheiden.

I. Die Leitung findet nur in den Gefäßen und Tracheiden statt. Für die lebenden Parenchymzellen sind dann m. E. folgende Tätigkeiten denkbar.
  1. Einwirkung auf die Wände der Gefäße und Tracheiden.
  2. Einwirkung auf das Volumen der Gefäße und Tracheiden.
  3. Einwirkung auf den Inhalt der Gefäße und Tracheiden.
    a) Wassersäulen.
      α) Regulation des seitlichen Ein- oder Austrittes von Wasser (Verhinderung bezw. Zulassung des Ein- oder Austrittes).
      β) Einwirkung auf die physikalischen oder chemischen Eigenschaften der Flüssigkeitssäulen (Luftgehalt, Spannung, Gehalt an gelösten Stoffen).
    b) Luftblasen.
      α) Regulation des seitlichen Ein- oder Austrittes von

1) Bei völliger Abtrennung ist dies ohne weiteres klar und bei der Abtötung eines Querschnittes würden Gefäßverstopfungen oder Zersetzungserscheinungen ein längeres Leben unmöglich machen.

Gasen (Verhinderung bezw. Zulassung des Ein- oder Austrittes).

β) Regulation des seitlichen Eintrittes von Wasser in die Blasen.

γ) Einwirkung auf die physikalischen oder chemischen Eigenschaften der Blasen (Druck, chemische Zusammensetzung).

II. Die Leitung findet in den Gefäßen, den Tracheiden und dem Parenchym statt.

Hier sind zwei Fälle denkbar.

1. Die einen Wassermolekeln legen den Weg ganz in den Gefäßen oder Tracheiden, die andern ganz im Parenchym zurück. Zum Teil haben wir dann wieder dieselben Verhältnisse wie in I; die Parenchymzellen müssten aber auch die Fähigkeit besitzen, Wasser in sich selbst von unten nach oben zu heben.
2. Dasselbe Wassermolekel passiert beim Gang nach oben teils Gefäß oder Tracheiden, teils Parenchym. Die längere Strecke des Weges kann entweder in den Gefäßen und Tracheiden oder im Parenchym zurückgelegt werden. Es liegt nun wieder die Möglichkeit vor, dass das Parenchym auf die Gefäße und Tracheiden in ähnlicher Weise wirkt, wie in I; wenn es aber zum Teil als Leitbahn dient, dann kann dies in verschiedener Weise geschehen, entweder ist es rein passiv beteiligt und wird nur deshalb durchwandert, weil es einen relativ geringen Filtrationswiderstand besitzt, oder aber es greift aktiv in die Leitung ein; dann muss es auch die Fähigkeit besitzen, Wasser aus den Gefäßen und Tracheiden aufzunehmen, es auf eine kürzere oder längere Strecke zu leiten und wieder an die Gefäße oder Tracheiden abzugeben.

Endlich ist natürlich auch denkbar, dass die einen Wassermolekeln im Sinne von I, die andern im Sinne von II, 2 sich bewegen.

Es soll nun untersucht werden, was für Erklärungsversuche mit den vorhandenen physikalischen Kräften und der Tätigkeit der lebenden Zellen denkbar sind.

Vor allem hat man zu unterscheiden zwischen niederen und hohen Pflanzen. Nach den vorliegenden Berechnungen dürfte eine Hebung von Wasser physikalisch bis auf ziemliche Höhe erfolgen, meine Abtötungsversuche haben dagegen gezeigt, dass zu einem genügenden Wassertransport schon bei Pflanzen von wenigen Dezimetern Höhe eine Arbeitsleistung der lebenden Zellen nötig werden kann. Bei welchen Pflanzen die physikalischen Transportkräfte ausreichen, ist nur von Fall zu Fall zu entscheiden und macht aus-

gedehnte experimentelle Untersuchungen an niederen Gewächsen nötig. Obschon das Saftsteigungsproblem, besonders für weitere Kreise, in erster Linie bei hohen Bäumen von Interesse ist, so erweist sich doch die Erforschung des Wassertransportes bei niederen Kräutern als nicht minder notwendig, da auch hier unsere Kenntnisse um so mehr zusammen zu schrumpfen scheinen, je näher man die Sache untersucht.

Es ist a priori klar, dass man nicht eine bestimmte Höhe wird finden können, bis zu welcher die physikalischen Kräfte ausreichen. Dies wäre nur dann möglich, wenn der Wasserverbrauch, die physikalischen Kräfte und der Leitungswiderstand überall dieselbe Größe hätten. Nun ändern sich aber diese Faktoren, und zwar nicht nur von Art zu Art, sondern auch bei derselben Pflanze im Laufe der Entwickelung. An demselben Individuum erhalten sicher oft nicht nur die absoluten Größen von physikalischer Kraft und Leitungswiderstand mit zunehmendem Alter andere Werte, sondern auch ihr Verhältnis. Wenn es auch an Untersuchungen hierüber, trotz ihrer Wichtigkeit, noch vollständig fehlt, so ist doch die Änderung dieses Verhältnisses z. B. dann a priori sehr wahrscheinlich, wenn bei gleichbleibender Blattzahl und konstanter Dicke des Stammes seine Länge bedeutend zunimmt.

Die Diskussion der verschiedenen Möglichkeiten geschieht in derselben Reihenfolge wie deren Aufzählung.

I, 1. Die Einwirkung auf die Wände der Gefäße oder Tracheiden wird von Bedeutung sein können, wenn sie eine Veränderung der Benetzbarkeit, des Filtrationswiderstandes oder der Imbibitionsfähigkeit zur Folge hat. Zurzeit liegen keine Beobachtungen vor, die es wahrscheinlich machen, dass eine Veränderung der genannten Eigenschaften in der intakten Pflanze vorkommt. Ein Erklärungsversuch, bei welchem die lebenden Zellen nur auf die Wände der Gefäße und Tracheiden einwirken, ist unmöglich, weil auch bei den denkbar günstigsten Eigenschaften der Wände (Maximum der Benetzbarkeit und Imbibitionsfähigkeit, Minimum des Filtrationswiderstandes der Querwände) die physikalischen Kräfte nach allen vorliegenden Berechnungen und Versuchen (von ganz niederen Pflanzen event. abgesehen) nicht ausreichen.

I, 2. Eine Vergrößerung oder Verkleinerung des Gefäß- und Tracheidenvolumens ist sowohl durch ventilartige Bewegungen der Tüpfelschließhaut, wie auch durch Formveränderungen der Wand denkbar. Bei einer Verkleinerung der Querschnittsfläche (z. B. durch Zusammenpressen) wird an der betreffenden Stelle auf den Inhalt ein Druck ausgeübt und es ist klar, dass bei allmählichem Fortschreiten dieses Druckes von unten nach oben das Wasser gegen die Blätter befördert wird, ähnlich wie man in einem Schlauche,

den man mit den Fingern zusammenpresst, den Inhalt dadurch verschieben kann, dass man die Finger von dem einen bis zum entgegengesetzten Ende des Schlauches hinzieht. Kleine Volumveränderungen sind, wenn auch vollständig hypothetisch, doch wenigstens nicht undenkbar; sie können durch Bewegungen der Tüpfelschließhäute sowie der dünnen Membranstellen in Schrauben- oder Ringgefäßen hervorgerufen werden. Es ist aber ohne weiteres klar, dass solch kleine Volumveränderungen unmöglich eine Bedeutung haben können, zudem müssten diese Volumveränderungen durch den ganzen Stamm hindurch in einem bestimmten Rhythmus erfolgen, was a priori mindestens höchst unwahrscheinlich ist. Größere Volumveränderungen aber, die allein auf den Wassertransport von Einfluss sein könnten, sind an einem im Gewebeverbande befindlichen Gefäß unmöglich. Wenn somit auch an eine Erklärung des Saftsteigens auf diesem Wege nicht zu denken ist, so können hierdurch doch kleinere lokale Druckveränderungen erzielt werden.

I, 3, a, *a*. Dass durch die lebenden Zellen eine Verhinderung des seitlichen Wasseraustrittes stattfinden kann, geht aus den Versuchen mit *Primula* hervor, bei welchen das Welken der Spreite nach Abtöten des Stiels in erster Linie auf seitliche Wasserabgabe zurückzuführen war. Da aber auch bei völliger Verhinderung eines seitlichen Wasseraustrittes die physikalischen Kräfte nicht ausreichen, so genügt eine solche Tätigkeit der lebenden Zellen nicht. Ein seitlicher Austritt von Wasser aus den Gefäßen oder Tracheiden muss übrigens in der intakten Pflanze schon deshalb stattfinden, weil die Stengel und Zweige immer etwas Wasser nach außen verlieren und weil die beim Dickenwachstum zur Neubildung der Zellen nötige Wassermenge jedenfalls nicht auf andere Weise geliefert wird.

Ein seitlicher Eintritt von Wasser aus den Mantelzellen in die Gefäße oder Tracheiden findet sicher statt beim Bluten abgeschnittener oberirdischer Teile; es ist ferner in allen jenen Fällen nachgewiesen, in welchen abgeschnittene Zweige nach partieller Entrindung und Verklebung der Schnittfläche bei Einstellen in Wasser längere Zeit turgeszent bleiben.

Einen regen Stoffverkehr zwischen den toten Leitbahnen und den Mantelzellen macht schon die außerordentlich reiche Tüpfelung der Längswände wahrscheinlich. Ferner hat Schulz[1]) nachgewiesen, dass die Markstrahlzellen, da wo sie an Gefäße angrenzen, große Tüpfel besitzen. Weitere anatomische Belege, die für einen Stoffaustausch zwischen den lebenden und toten Teilen des

1) Schulz, Das Markstrahlgewebe und seine Beziehungen zu den leitenden Elementen des Holzes. Berl. Dissert. 1882.

Holzes sprechen, finden sich bei Troschel[1]), Krah[2]) und Gnentzsch[3]).

Während ein seitlicher Austritt von Wasser natürlich an und für sich für einen ausreichenden Wassertransport nur hinderlich sein kann, hat ein seitlicher Eintritt von Wasser in doppelter Hinsicht einen günstigen Einfluss, es wird sowohl die Wassermenge in den Leitungsbahnen vermehrt, als auch der Druck vergrößert; zudem kann eine Verminderung der Luftblasen und hierdurch bedingt eine leichtere Beweglichkeit des Gefäß- und Tracheideninhaltes eintreten. Der Eintritt des Wassers ist entweder eine Folge der Saugung der Leitungsbahnen oder der Druckwirkung der lebenden Zellen. Die Saugung der Leitungsbahnen, soweit sie nicht etwa durch das Holzparenchym hervorgerufen wird, braucht nicht weiter berücksichtigt zu werden, da sie zu den physikalischen Kräften gehört, die bekanntlich unzureichend sind. Die Bedeutung der lebenden Holzzellen für die Erzeugung eines negativen Druckes in den Gefäßen wird unter I, b besprochen werden. Pressen dagegen die lebenden Zellen Wasser in die toten Leitungsbahnen ein, so wird deren Inhalt in Richtung des größten Potentialgefälles bezw. des geringsten Widerstandes sich so lange verschieben, bis die bewegenden Kräfte den hemmenden gleich geworden sind. Wenn die Pumpwirkung der lebenden Zellen stark genug ist, so kann natürlich der Verbrauch in ausreichender Weise gedeckt werden. Die komplizierten und variierenden Spannungen innerhalb der Leitungsbahnen werden in den Blättern infolge der stärksten Wasserabgabe immerhin ein Minimum erreichen, so dass in letzter Linie das Wasser an diese Stellen hinfließt. Wenn auch die Leistung der einzelnen Mantelzellen gering ist, so kann doch bei der außerordentlich großen Zahl durch die Summierung der einzelnen Komponenten eine ausreichende Wirkung erzielt werden. Damit aber die Mantelzellen diese Pumpwirkung ausüben können, muss ihnen vor allem auch das nötige Wasser zur Verfügung stehen. Vorübergehend kann das Wasser aus gleich hoch oder höher stehenden, dauernd aber nur aus tiefer gelegenen Zellen entnommen werden. Da an eine ausreichende Zufuhr des nötigen Wassers im Parenchym nicht zu denken ist, so sieht man sich zur Annahme gezwungen, dass die wandernden Wassermolekeln abwechselnd Gefäße oder Tracheiden und Parenchym passieren. Hiermit ist dieser Erklärungsversuch auf den später zu behandelnden Fall II zurückgeführt.

---

1) Troschel, Untersuchungen über das Mestom im Holze der dikotylen Laubbäume. Berl. Dissert. 1879.

2) Krah, Über die Verteilung der parenchymatischen Elemente im Xylem und Phloëm der dikotylen Laubbäume. Berl. Dissert. 1883.

3) Gnentzsch, Über radiale Verbindungen der Gefäße und des Holzparenchyms zwischen aufeinanderfolgenden Jahresringen. Berl. Dissert. 1888.

I, 3, a, β. Was die Einwirkung der lebenden Zellen auf die physikalischen Eigenschaften der Wassersäulen betrifft, so ist durch seitlichen Wasseraustritt eine Verminderung, durch Wassereintritt eine Steigerung der Spannung zu erzielen. Solche Veränderungen können natürlich für die Lösung des Saftsteigungsproblems nur dann in Betracht kommen, wenn sie nicht nur gelegentlich, sondern regelmäßig auftreten. Der regelmäßige Ein- und Austritt von Wasser ist bereits besprochen worden. Änderungen in der chemischen Zusammensetzung, die für den osmotischen Wert Bedeutung haben, sind außerhalb der Blutungsperiode nicht bekannt und können schon deshalb nicht als wirksam betrachtet werden. Der Gasgehalt der Leitbahnen wird bei Besprechung der Luftblasen behandelt werden.

I, 3, b, α. Der Ein- oder Austritt von Gasen kann nur in gelöster Form erfolgen und wird daher, soweit es sich nicht um Diffusionsvorgänge handelt, mit einer entsprechenden Wasserbewegung zusammenhängen.

I, 3, b, β. Aus den Untersuchungen Zimmermann's[1]) geht hervor, dass eine Jamin'sche Kette gleich nach ihrer Bildung eine große Beweglichkeit besitzt, was jedenfalls damit zusammenhängt, dass die Oberflächenspannung noch nicht ihren definitiven Wert erreicht hat. Durch das Einpressen von Wasser in die Luftblasen sind nun zweifellos ähnliche Verhältnisse zu erzielen wie in der frisch gebildeten Kette und es ist daher sehr wahrscheinlich, dass durch einen derartigen Wassereintritt die Beweglichkeit der Kette gesteigert und dadurch der Leitungswiderstand verringert werden kann.

I, 3, b, γ. Durch die Verdünnung der Luft in den Blasen der Jamin'schen Ketten wird eine Potentialdifferenz geschaffen, die auf eine Ausgleichung der Spannungen hinarbeitet. Die in der angrenzenden Flüssigkeit enthaltenen Gase dringen in die Blase ein, mit einer Geschwindigkeit und in einer Menge, die von dem Gasgehalt der Flüssigkeit und von den Spannungsdifferenzen abhängen. Anderseits wurde von Noll[2]) und Devaux[3]) nachgewiesen, dass die lebenden Zellen der leitenden Organe eine Veränderung des Druckes und der chemischen Zusammensetzung der Gefäß- und Tracheidenluft verursachen können. Hiernach wirkt außer der Transpiration auch die Atmung der lebenden Zellen auf eine Verdünnung der Gefäß- und Tracheidenluft hin. Dehnt sich diese Verdünnung gleichmäßig auf alle Luftblasen aus, so wird die Kurve, welche das Potentialgefälle darstellt, parallel verschoben, das Gefälle innerhalb der

1) Zimmermann, Über die Jamin'sche Kette. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1883, p. 384.

2) Noll, Über die Luftverdünnung in den Wasserleitungsbahnen der höheren Pflanzen. Sitz.-Ber. d. niederrhein. Ges. für Natur- u. Heilkunde zu Bonn. 1897.

3) Devaux, Comptes rendus, T. 134, 1902.

Leitungsbahnen bleibt aber dasselbe. Ist die Verdünnung auf einzelne Luftblasen lokalisiert, so kann hierdurch die Bewegung gefördert oder gehemmt werden, je nach der Lage der verdünnten Stelle und den Spannungsverhältnissen im Stamme. Die experimentellen Bestimmungen geben nur über die Gesamtverdünnung Aufschluss, nicht aber über die räumliche Verteilung der Spannungsdifferenzen. In Anbetracht der geringen Größe der durch die Lebenstätigkeit der Stammzellen bedingten Verdünnung ist es übrigens ohne weiteres klar, dass hierdurch das nicht möglich werden kann, was mit den physikalischen Kräften unmöglich ist.

II, 1. Nach den Untersuchungen Troschel's[1]) liegen bei den dikotylen Laubbäumen einer Wanderung im Parenchym keine anatomischen Schwierigkeiten im Wege, da die parenchymatischen Elemente ein zusammenhängendes System bilden. Ein Wassertransport im Parenchym, bei dem dieses gar nichts zur Hebung beiträgt, sondern nur die Leitbahn darstellt, ist natürlich mit den vorhandenen physikalischen Kräften nicht möglich. Ob die notwendigen physikalischen Vorbedingungen gegeben sind, um eine osmotische Wanderung von Wasser von der Wurzel bis in die Baumspitze zu ermöglichen, ist zum mindesten höchst unwahrscheinlich. Zudem würde diese Leitung so langsam erfolgen, dass der auf diese Weise transportierten Wassermenge keine Bedeutung zukommen könnte. Ein anderer leistungsfähigerer Bewegungsmodus ist durch eine der Blutungstätigkeit analoge Pumpwirkung denkbar. Wenn den lebenden Zellen eine solche Tätigkeit zukommt, so ist die Möglichkeit eines Wassertransportes im Parenchym zuzugeben, jedenfalls folgt aber sowohl aus den bisherigen Versuchen, wie auch aus den Befunden der physiologischen Anatomie, dass die Menge des auf diese Weise geleiteten Wassers zu gering ist, um eine wesentliche Bedeutung besitzen zu können.

II, 2. Die Tatsache, dass Farbstoffe, die in lebende Zellen nicht eindringen, rasch mit dem Wasser emporsteigen[2]), beweist natürlich nicht, dass in der intakten Pflanze die Wassermolekel keine lebenden Stammzellen passieren[3]). Da das lebende Parenchym eine gewisse Leitfähigkeit besitzen muss und da andererseits kein Grund vorliegt, die Nichtbeteiligung des Stammparenchyms als Leitbahn anzunehmen, so ist die Aufstellung und Diskussion dieser Möglichkeit berechtigt. Da man sich im Parenchym eine Aufnahme, Abgabe und Leitung von Wasser aktiv und passiv denken kann, so sind verschiedene Fälle zu unterscheiden, die aber nicht der Reihe

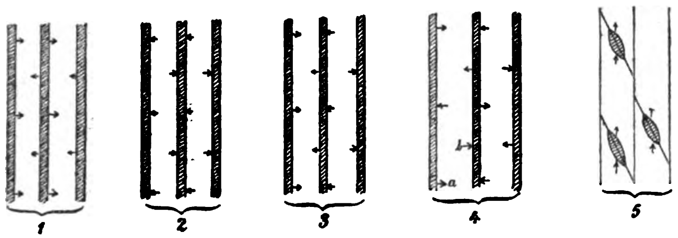
1) Troschel, Untersuchungen über das Mestom im Holz der dikotylen Laubbäume. Berl. Dissert. 1879.

2) Pfeffer, Pflanzenphysiologie Bd. I, p. 203.

3) Schwendener, Zur Kritik der neuesten Untersuchungen über das Saftsteigen. Sitz.-Ber. d. Berl. Akad. 1892, p. 34 u. 35.

nach aufgezählt und diskutiert zu werden brauchen. Es genügt, die beiden extremen Fälle zu behandeln, in denen alle drei Vorgänge aktiv oder passiv verlaufen. Die vollständige Passivität der lebenden Zellen kann nicht in Betracht fallen, da hierdurch die Leitung nur erschwert würde. Bei voller Aktivität sind die einzelnen Parenchymzellen oder die Komplexe solcher Zellen mit Saug- und Druckpumpen zu vergleichen, die auf einer Seite der Zelle oder des Zellsystems Wasser einsaugen und auf einer anderen Seite auspressen[1]). Diese Saug- und Druckpumpen können mit den toten Leitungsbahnen in verschiedener Weise kombiniert werden. Stellt man die zwischen den toten Leitungsbahnen liegenden Parenchymzellen durch Schraffierung und die Richtung der Pumpwirkung durch einen Pfeil dar, so geben die nebenstehenden Figuren m. E. die Grundtypen, auf die sich die verschiedenen Möglichkeiten zurückführen lassen.

Fig. 1—5.



Fall 1 ist unbrauchbar, da den Gefäßen kein Wasser entzogen wird und somit die Leitung, soweit das Stammparenchym in Betracht kommt, einzig in diesem zu erfolgen hätte, was, wie schon früher erwähnt wurde, vom kausalmechanischen und kausalfinalen Standpunkt aus ausgeschlossen ist.

Noch weniger brauchbar ist Fall 2, da hier den toten Leitbahnen seitlich nur Wasser entzogen wird.

Dass auch Fall 3, der nur eine Kombination von 1 und 2 darstellt, untauglich sein muss, ist ohne weiteres klar. Bei Fall 4 kann dasselbe Gefäß eine seitliche Zu- und Abfuhr von Wasser erhalten. Ein etwa bei *a* in das Gefäß eingepresstes Wassermolekel wird im allgemeinen nach oben wandern[2]) infolge von Druckdifferenzen, die teils rein physikalischen Kräften, teils der Pump-

1) Dass ein Wassertransport nicht denkbar ist, wenn man annimmt, dass die Zelle im rhythmischen Wechsel an derselben Stelle gleich viel Wasser einsaugt und auspresst, liegt auf der Hand. Auf solche Weise wäre natürlich auch kein Bluten möglich.

2) Im speziellen Falle wird es eben ganz auf die Druckverhältnisse ankommen und es ist sehr leicht möglich, dass lokale Bedingungen ein kleines Abwärtswandern verursachen. Im großen und ganzen wird aber, entsprechend dem ständigen Verbrauch am oberen Ende des Leitungssystems die Stelle geringeren Druckes höher liegen und daher auch die Wanderung nach oben erfolgen.

wirkung lebender Stammzellen ihre Entstehung verdanken. An einer anderen Stelle, etwa bei *b*, wird es in das Parenchym gelangen, in diesem eine gewisse Strecke weiter transportiert und dann in das benachbarte Gefäß eingepresst werden. Das Wassermolekel wird natürlich auch weiter oben wieder in das erste Gefäß zurückgelangen können.

Endlich ist, nach Fall 5, in einem Tracheidensystem eine derartige Tätigkeit der lebenden Zellen denkbar, dass sie Wasser aus der unteren direkt in die angrenzende obere Tracheide pumpen.

Ob die parenchymatischen Stammzellen beständig wie Saug- und Druckpumpen wirken können, ist eine Frage, die noch sehr der Untersuchung bedarf. Die allgemeinen inneren Bedingungen zur Erzeugung einer blutenden Tätigkeit des Parenchyms sind unbekannt. Eine besonders große Anhäufung osmotisch wirksamer Substanzen dürfte, aus dem Vorkommen von Sommertrieben zu schließen, kaum nötig sein. Wenn das Bluten für die Pflanze die Bedeutung hat, eine genügende Menge Wasser und Nährstoffe der Krone zu einer Zeit zuzuführen, in welcher, teils wegen des starken Verbrauchs plastischer Baustoffe, teils wegen des Fehlens der Transpiration, die anderen Kräfte nicht ausreichen, so ist eine Blutungstätigkeit nicht nur im Frühjahr anzunehmen, sondern auch später, sobald infolge von Frost etc. die für das nächste Jahr bestimmten Knospen auszutreiben beginnen. Soweit die — allerdings unsicheren — Bestimmungen gehen, reicht der Wurzeldruck allein meist nicht aus und man ist gezwungen, in diesen Fällen auch den lebenden Stammzellen zur Zeit des Blutens Aktivität zuzuschreiben. Wenn aber die Blutungstätigkeit ein oder zweimal im Jahre eingreift, um ein starkes Defizit in den Transportkräften zu decken, dann ist a priori nicht einzusehen, warum sie nicht auch imstande sein soll, in der übrigen Zeit nachzuhelfen. Man wird natürlich einwenden, das Fehlen einer Pumpwirkung zur Zeit stärkster Transpiration sei experimentell festgestellt. Ich halte es jedoch nicht für erlaubt, aus den vorliegenden Tatsachen diesen generellen Schluss zu ziehen. Von Chamberlain[1]) wurde deutlich gezeigt, dass man das Verhalten einer dekapitierten Pflanze nicht ohne weiteres auf die unverletzte Pflanze übertragen darf, indem durch Variation des auf die Schnittfläche ausgeübten Druckes das Auspressen von Saft in Einsaugen umgewandelt werden kann und umgekehrt. Auch schließt das Vorhandensein einer negativen Spannung das gleichzeitige Vorkommen von Druckkräften nicht aus, wie ja schon aus der Tatsache des Saftsteigens hervorgeht, das ohne solche Druckkräfte unmöglich ist. Auf eine auch außerhalb

1) Chamberlain, Recherches sur la sève ascendante. Attinger frères, Neuchâtel 1897.

des Blutens vorkommende pumpende Tätigkeit der lebenden Stammzellen deuten verschiedene Umstände hin. So schloss Schwendener[1]) aus Manometerversuchen, dass eine lokale, in mittlerer Stammhöhe beobachtete Überführung der Saugung in Pressung nur durch die Tätigkeit lebender Stammzellen zu erklären ist. Auch die Zunahme des Wassergehaltes des Holzkörpers während der Wintermonate bleibt ohne die lebende Tätigkeit des Parenchyms unverständlich. Eine Angabe von Noll[2]), wonach ein Zweig trotz des im Holzkörper herrschenden Luftüberdruckes noch Wasser aufnimmt, dürfte am ehesten in der Aktivität der lebenden Holzzellen ihre Erklärung finden. Einer eingehenden Untersuchung bedarf ferner die Entstehung der Jamin'schen Ketten. Die geläufige Vorstellung ist die, dass die im Gefäßwasser gelöste Luft frei wird, wenn bei der Transpiration dem Gefäß oben mehr Wasser entzogen als unten zugeführt wird. Nun ist es allerdings möglich, dass durch die Saugung in den Blättern in den obersten Partien der Zweige die gelöste Luft frei wird. Es ist aber nicht einzusehen, wie auf diese Weise Jamin'sche Ketten von oft ganz regelmäßigem Bau über lange Strecken sich bilden können und vor allem ist es nach den Berechnungen Schwendener's undenkbar, dass auch im unteren Teile hoher Bäume Jamin'sche Ketten entstehen, da eben die Saugkraft der Blätter gar nicht so weit hinabreicht. Es muss also notwendigerweise noch ein anderes Moment bei der Kettenbildung hinzukommen. Dieses ist in der Tätigkeit der lebenden Zellen gegeben, die natürlich, sobald sie als Saug- und Druckpumpen wirken, in allen Teilen des Stammes den Gefäßen Wasser entziehen und damit Jamin'sche Ketten erzeugen können.

Ein weiterer Umstand, der eine pumpende Tätigkeit des Parenchyms auch außerhalb der Blutungsperiode wahrscheinlich macht, liegt in der Tatsache, dass die Mehrzahl der Holzpflanzen in den Wasserbahnen zu allen Jahreszeiten Glykose führen[3]). Der Zucker kann a priori durch Diffusion oder durch Pumpwirkung in die Wasserbahnen gelangt sein. Beiderlei Vorgänge kommen im Pflanzenreich vor; während man aber früher glaubte, alle diese Erscheinungen auf Diffusion zurückführen zu können, haben die neueren Untersuchungen gezeigt, dass dies unmöglich ist, und dass in den wenigen genauer studierten Fällen sehr häufig eine pumpende Tätigkeit der lebenden Zellen angenommen werden muss. Da bei der Einwanderung der Glykose in die Gefäße und Tracheiden die

---

1) Schwendener, Untersuchungen über das Saftsteigen. Sitz.-Ber. d. Berl. Akad. 1886, p. 601, 602.

2) Noll, Über die Luftverdünnung in den Wasserleitungsbahnen der höheren Pflanzen. Sitz.-Ber. d. niederrh. Ges. f. Natur- und Heilkunde zu Bonn. 1897.

3) A. Fischer, Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse. Jahrb. f. wiss. Bot. 1891, p. 129.

alleinige Einwirkung der Diffusion nicht nachgewiesen ist, so liegt es mindestens ebenso nahe, anzunehmen, die Einwanderung geschehe in ähnlicher Weise wie beim Bluten. Wir waren früher zum Schlusse gelangt, dass beim Bluten die gelösten Stoffe wahrscheinlich passiv vom Wasser mitgeführt werden und so in die Leitungsbahnen gelangen. Sollte dies auch später für die Glykose zutreffen, dann würde die von Fischer beobachtete auffällige Ansammlung der Oxydulkörnchen bei der Angrenzung der Gefäße an die Markstrahlen zugleich auch auf einen entsprechenden Wassertransport hindeuten. Dass die Glykose nicht etwa nur aus der Wurzel, sondern auch in ganz wesentlicher Menge aus dem Stamme kommt, das ist besonders in jenen Fällen sehr einleuchtend, in welchen die toten Leitungsbahnen in der Wurzel weniger Glykose führen als im Stamme[1]). Bei den wenigen Hölzern (*Fraxinus excelsior*, *Iuglans regia*), deren Gefäße glykosefrei gefunden wurden, ist damit natürlich weder bewiesen, noch auch nur wahrscheinlich gemacht, dass ein Stoffverkehr zwischen dem Parenchym und den toten Leitungsbahnen fehlt. Es ist nur gezeigt, dass die Gefäße keinen reduzierenden Inhalt führen.

Die Vorstellungen, die wir über die Pumpwirkung der parenchymatischen Stammzellen haben können, sind dieselben wie beim Wurzelparenchym. Es hat daher keinen Sinn, die Annahme einer Pumpwirkung bei den Stammzellen wegen des Fehlens einer ausreichenden Erklärung als unzulässig zu bezeichnen, während sie beim Wurzelparenchym Zulassung findet.

Ob eine parenchymatische Stammzelle Wasser einsaugt oder auspresst, wird von der Gesamtheit der inneren und äußeren Umstände abhängen und nicht durch einen einzelnen Faktor bedingt sein. Jedenfalls kann ein äußerer Druck, nach Chamberlain, bald ein Einsaugen, bald ein Auspressen verursachen. Es ist sehr leicht denkbar und m. E. sogar wahrscheinlich, dass die Transpirationssaugung nicht nur direkt, sondern auch indirekt bei der Hebung des Wassers mitwirkt, indem die lebenden Zellen durch den auf sie ausgeübten Reiz zum Einsaugen oder Auspressen von Wasser veranlasst werden. Unter sonst gleichen Umständen wird mit Zunahme des negativen Druckes in den Gefäßen die Wasserabgabe aus dem angrenzenden Parenchym erleichtert. Wenn auch der Luftdruck im Vergleich zu den Blutung erzeugenden Kräften nur eine geringe Rolle spielen wird, so muss er eben doch überwunden werden und seine Beseitigung wird daher — ceteris paribus — die Wasserabgabe erleichtern.

Das seitliche Einpressen von Wasser in ein Gefäß, das Jamin'sche Ketten enthält, kann entweder in die Wassersäulen oder

1) Strasburger, Leitungsbahnen, p. 894.

in die Luftblasen erfolgen. Im letzteren Falle wird nicht nur eine lokale Erhöhung des Druckes, sondern sehr wahrscheinlich, wie schon früher erwähnt, auch eine leichtere Verschiebbarkeit erzielt. Soweit sich das zurzeit aprioristisch übersehen lässt, wird die Bewegung des Wassers in den Leitbahnen nicht strenge nach einem der denkbaren Schemata vor sich gehen. Es ist anzunehmen, dass Verschiebungen kleinerer Stücke der Jamin'schen Ketten, Wanderungen in zusammenhängenden Wassersäulen etc. vorkommen. Wie viel Wasser durch eine bestimmte Bewegungsform transportiert wird, dürfte von den speziellen Verhältnissen abhängen und nicht nur von Querschnitt zu Querschnitt wechseln, sondern auch für denselben Querschnitt zu verschiedenen Zeiten verschieden sein können.

Unter sonst gleichen Umständen wird diejenige Leitbahn am zweckmäßigsten sein, die am wenigsten Querwände führt. Schon aus diesem Grunde wird daher diejenige Hypothese den Vorzug verdienen, bei der die im Parenchym zurückgelegte Wegstrecke möglichst kurz ist.

C. Die bereits bestehenden Erklärungsversuche, die auf die Mitwirkung lebender Zellen basiert sind.

Einige der verschiedenen Möglichkeiten wurden bereits von Westermaier[1]) und Godlewski[2]) zur Aufstellung von Erklärungsversuchen verwendet. Westermaier nimmt an, dass sich das Wasser im Parenchym des Holzkörpers durch endosmotische Saugung nach oben bewegt. Diese Bewegung stellt er sich etappenartig vor, indem das Wasser, nachdem es eine gewisse Strecke im Parenchym nach oben gewandert ist, in die Gefäße und Tracheiden abgegeben und dort so lange durch Kapillarität gehalten wird, bis es von neuem vom Parenchym aufgenommen und weitertransportiert wird. Die toten Leitungsbahnen dienen hiernach einfach als Reservoire. Es wurde schon früher darauf aufmerksam gemacht, dass eine Wanderung auf rein osmotischem Wege viel zu langsam erfolgt, um eine genügende Wassermenge liefern zu können. Zu diesem Resultat führten uns die Untersuchungen Stefan's, auf die an dieser Stelle wieder hingewiesen sei. Gegen die Annahme Westermaier's sprechen aber außer den physikalischen Gesetzen auch die anatomisch-physiologischen Verhältnisse. Von einer Leitungsbahn, die ihrem Zwecke entsprechen soll, verlangt man in erster Linie eine möglichste Beseitigung der Bewegungshindernisse, also eine möglichst starke Reduktion der Querwände, ferner möglichst große Diffusionsflächen, wenn die Wände nicht zu vermeiden sind

1) Westermaier, Zur Kenntnis der osmotischen Leistungen des lebenden Parenchyms. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1883.

2) Godlewski, Zur Theorie der Wasserbewegung in den Pflanzen. Pringsh. Jahrb. Bd. XV, Heft 4, 1884.

und große Durchmesser. Während die toten Leitbahnen diesen Forderungen im weitesten Maße genügen, ist das Holzparenchym beinahe nach dem entgegengesetzten Schema gebaut. Die strenge Kontinuität der toten Leitbahnen wäre zwecklos, wenn sie bloß als Reservoire dienen würden. Dem Einwande Godlewski's, das Westermaier'sche Schema passe nicht auf die *Abies*-Arten, weil das die Markstrahlen verbindende Holzparenchym fehlt, suchte Schwendener[1]) dadurch zu begegnen, dass er darauf hinwies, dass die Markstrahlen durch das Rindenparenchym in der Längsrichtung verbunden sind. Ein solcher Transport auf endlosen Zickzackwegen mit kleiner Steigung und langen horizontalen Wegstrecken ist aber schon a priori höchst unwahrscheinlich und mit dem anerkannt zweckmäßigen Bau der Pflanze kaum in Einklang zu bringen. Von mir wurde experimentell nachgewiesen, dass die Rinde für *Fagus* für den Wassertransport entbehrlich ist; sollten die zurzeit noch fehlenden Versuche bei den Koniferen dasselbe Resultat ergeben, so wäre damit die Frage nach der Bedeutung der Rinde definitiv erledigt. Dass es Westermaier bei der hypothetischen Annahme von Differenzen im osmotischen Wert bewenden ließ und keinen experimentellen Nachweis zu liefern versuchte, kann ihm nicht mehr verargt werden, als jenen Autoren, die auf ähnliche Weise den Blutungsdruck erklären wollen. Mit Recht hält Godlewski die völlige Nichtberücksichtigung der Transpirationssaugung für fehlerhaft. Außer dem von ihm gegebenen Hinweis auf die Einsägungsversuche Hartig's ist auch noch anzuführen, dass bei dem harmonischen Ineinandergreifen der Verrichtungen in der lebenden Pflanze nicht anzunehmen ist, dass keine nähere Beziehung zwischen Zufuhr und Verbrauch des Wassers besteht[2]). Ferner sind auch die Resultate der Verstopfungs- und Quetschungsversuche mit der Westermaier'schen Annahme kaum in Einklang zu bringen.

---

1) Schwendener, Unters. über das Saftsteigen. Sitz.-Ber. d. Berl. Akad. 1886.

2) Die Regulation der Zufuhr des Wassers durch die Abgabe, die faktisch bis zu einem gewissen Grade besteht, lässt sich auf verschiedene Weise deuten. Man kann annehmen, die Wurzel strebe immer so viel Wasser aufzunehmen, als der stärksten, nicht zum Welken führenden Transpiration entspricht. Die Wasseraufnahme würde in diesem Falle dann aufhören, wenn der Überdruck im Innern der Pflanze einen weiteren Wassereintritt unmöglich macht. Nun existiert aber, außer zur Zeit des Blutens ein solcher Überdruck nicht und somit ist auch eine Regulation auf diesem Wege ausgeschlossen. Nimmt die Wurzel aber für gewöhnlich nicht so viel Wasser auf, so muss bei andauernder starker Transpiration auch eine stärkere Wasseraufnahme erfolgen. Da dies nicht rein mechanisch durch eine Saugwirkung geschehen kann, so bleibt nur noch eine Reizwirkung übrig, die entweder im zusammenhängenden Parenchym nach unten geleitet wird, die aber, wenigstens bis zu einer gewissen Länge, auch dadurch sich fortpflanzen kann, dass die in den toten Leitungsbahnen entstehenden negativen Spannungen in ähnlicher Weise auslösend wirken, wie die positiven Spannungen in der Mimosa.

Ungefähr gleichzeitig wurde von Godlewski ein anderer Erklärungsversuch aufgestellt. Hiernach wirken die Markstrahlzellen als Saug- und Druckpumpen, durch welche das Wasser in die Höhe getrieben wird; die Gefäße und Tracheiden stellen die Röhren dar, in denen sich das Wasser fortbewegt. Eine Markstrahlzelle saugt aus allen Tracheiden, mit denen sie in Berührung steht, Wasser auf und presst es dann in eine Tracheide ein. Dass beim Saugen das Wasser von unten (und nicht etwa von oben) nachrückt und dass das ausgepresste Wasser nach oben wandert, wird mit einer kontinuierlichen Abnahme des Druckes in den Luftblasen von unten nach oben in Beziehung gebracht. Es ist allgemein klar, dass beim Einpressen von Wasser in ein Gefäß Bewegung eintreten wird, sobald die bewegenden Kräfte größer als die hemmenden sind. Wenn auch ein gewisser Prozentsatz dieser Verschiebungen nach unten erfolgt, so muss doch, entsprechend dem ständigen Wasserverbrauch in der Baumspitze, die Pumpwirkung in der Hauptsache ein Wandern nach oben erzielen. Auf diese Weise kann natürlich durch eine genügend große Zahl von Pumpen Wasser bis in die höchsten Baumspitzen gehoben werden, wenn auch die einzelne Pumpe nur eine geringe Verschiebung bewirkt. Der Enderfolg ist derselbe, ob die Jamin'schen Ketten als Ganzes sich verschieben oder ob ein anderer Bewegungsmodus vorhanden ist, es wird eben immer der Weg eingeschlagen werden, der unter sonst gleichen Umständen den geringsten Widerstand bietet. Wenn daher auch die Betrachtungen Zimmermann's[1]), wonach man bei bestimmten Voraussetzungen zu physikalischen Unmöglichkeiten gelangt, keine allgemeine Bedeutung haben, so sind doch die Annahmen Godlewski's wenig wahrscheinlich. Es ist nicht anzunehmen, dass eine Markstrahlzelle immer aus allen benachbarten Tracheiden Wasser aufnimmt, es aber nur an eine einzige wieder abgibt; besonders beim Vorhandensein Jamin'scher Ketten ist an ein solches Verhalten gar nicht zu denken. Für die Ursache der einseitigen Pumpwirkung liegen natürlich außer der von Godlewski angeführten auch noch alle anderen Möglichkeiten vor, die bei Besprechung des Blutens erwähnt wurden. Dass dieser Erklärungsversuch des Saftsteigens nicht als Theorie bezeichnet werden darf, ist wohl selbstverständlich, müssen wir doch schon von einer Hypothese verlangen, dass die zu erklärenden Tatsachen nicht ebensogut auf andere Weise sich erklären lassen.

Ein Blick auf die aufgezählten Möglichkeiten zeigt, dass dieselben mit diesen beiden Erklärungsversuchen nicht erschöpft sind.

---

1) Zimmermann, Zur Godlewski'schen Theorie der Wasserbewegung in den Pflanzen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1885, p. 290.

Die nächste Aufgabe wird aber nicht darin bestehen, durch die Aufstellung der denkbaren Kombinationen die Zahl der Erklärungsversuche zu vergrößern. In erster Linie sollte geprüft werden, ob die aufgezählten Möglichkeiten auch wirklich nach dem heutigen Stande unseres Wissens erschöpfend sind. Erst später wird man dann, nach wesentlicher Erweiterung der experimentellen Untersuchungen, mit Erfolg an einen neuen Erklärungsversuch treten können.

Analytische und kritische Ergänzungen zur Lehre von der Autonomie des Lebens.

Von Hans Driesch.

Mein erster Beweis der Autonomie von Lebensvorgängen gründet sich auf die Analyse der Differenzierung harmonisch-äquipotentieller Systeme, d. h. solcher Organbildung leistenden Teile des Embryo oder, bei Restitutionen, des Erwachsenen, welche das Kennzeichen haben, dass jedes ihrer Elemente dasselbe Einzelne unter dem zu Leistenden gleichermaßen leisten kann, wobei aber die Gesamtheit alles Geleisteten zueinander in Harmonie steht. Unter Elementen ist in dieser allgemeinen Fassung etwas Unbestimmtes verstanden, das in jedem Realfall näher festgelegt werden muss: es kann, bei Protozoen, die Raumteile innerhalb einer Zelle, kann aber auch, z. B. bei Furchungsstadien oder Keimblättern, die einzelnen Zellen selbst und kann endlich in sich komplizierte, aus verschiedenen Zellarten zusammengesetzte Gebilde, z. B. bei *Tubularia* die Querschnitte des Stammes bedeuten. Je nachdem das Wort Elemente verschiedenes bedeutet, bedeutet auch, immer in Zuordnung dazu, das Wort „Einzelnes" verschiedenes. Der Grundcharakter der Analyse bleibt aber immer derselbe.

Mein zweiter Beweis gründet sich auf die Analyse der Genese komplex-äquipotentieller Systeme, d. h. solcher Organbildung leistenden Teile im Organismus, welche das Kennzeichen haben, dass aus jedem ihrer Elemente gleichermaßen dieselbe spezifische organisierte Totalität werden kann.

Der Ausgang beider Beweise ist verschieden, einmal durch das, was die Worte harmonisch und komplex ausdrücken, und was auch durch die Worte „Einzelnes" und „Totalität" kontrastierend gekennzeichnet wird, zum anderen dadurch, dass es sich im ersten Falle um von den gegebenen Systemen ausgehende Differenzierungen handelt, im zweiten um die Genese der Systeme als solcher. Das ist oft, wenn nicht meist, übersehen worden.

Das Ende beider Beweise ist dasselbe, nämlich jedesmal die Einsicht in die Unmöglichkeit, eine Maschine, d. h. eine geordnete chemo-physikalische Mannigfaltigkeit beliebiger Komplikation zu er-

sinnen, die das leisten würde, was eben vor unseren Augen geleistet wird.

Auf meine aus den Bewegungsreaktionen der Organismen gewonnenen Beweise soll hier nicht eingegangen werden, ebensowenig auf Noll's „Morphästhesie", meines Erachtens die einzige Lebensautonomie wirklich beweisende Gedankenverbindung neben meinen eigenen. Auch soll sich das über meine ersten Beweise rekapitulierte hier auf die kurzen, soeben gegebenen Andeutungen beschränken.

Dagegen ist es der Zweck dieses Aufsatzes, auf einige Ergänzungen zu dem in systematischer Darstellung vorliegenden Gedankengang meiner Beweise hinzuweisen, welche teilweise schon gelegentlich irgendwo von mir andeutungsweise beigebracht worden, teilweise aber neu sind[1]).

I.

Rein sachlich genommen haben Forschungen der letzten Jahre, namentlich diejenigen E. B. Wilson's[2]), das Problem der harmonischen Äquipotentialität jüngster Keime in bedeutungsvoller Weise aufgehellt und vereinheitlicht: musste es früher scheinen, als gäbe es Eier von zweierlei, recht differenter Art, deren einer Typus in seinen Teilen prospektiv spezifiziert, deren anderer weitestgehender Vertretungsleistungen fähig sei, so erkannte man jetzt, dass hier weniger ein wahrer Art- oder Gradunterschied vorliege, als vielmehr eine Verschiedenheit bezüglich des Zeitpunktes, in dem Differenzierung zu wahrhaften Spezifizierungen beginnt. Bei manchen Eiern fängt eben die „Entwickelung" gar nicht erst mit der Befruchtung oder einem Äquivalent derselben an, sondern schon vorher, zumal zur Zeit der „Reifung" oder sogar früher. Wir können sagen: zu gewissen Zeiten ihres Daseins sind alle Keime durchaus harmonisch-äquipotentiell und zu anderen Zeiten sind sie alle es nicht mehr; nur der Zustand des Überganges von dem einen Zustand in den anderen liegt bei den verschiedenen Tiergruppen verschieden.

---

1) Meine systematischen Schriften zur Begründung der Autonomie der Lebensvorgänge sind folgende. Zur Analyse der Morphogenese und vegetativen Physiologie: „Die Lokalisation morphogenetischer Vorgänge." Leipzig 1899; „Die organischen Regulationen." Leipzig 1901. Zur Analyse der animalen Physiologie: „Die ‚Seele' als elementarer Naturfaktor." Leipzig 1903. Zur allgemeinen Naturphilosophie des Vitalismus: „Naturbegriffe und Natururteile". Leipzig 1904. Zur Geschichte: „Der Vitalismus als Geschichte und als Lehre". Leipzig 1905; dieses Buch gibt auch einen kurzen Abriss der Gesamtheit meiner Ansichten.

Wesentliche ausgeführte Ergänzungen zu dem Inhalt der systematischen Schriften finden sich, außer in diesem Artikel, in: Arch. Entw.-Mech. 14, 1902, p. 227—246 u. p. 273—287 u. p. 527—531; Biol. Centralbl. 22, 1902, p. 151—159; Ergebn. d. Anat. u. Entw. 11 (für 1901), 1902, p. 906—911.

2) Vgl. die Erörterung in meinem Aufsatze in „Ergebn. Anat. u. Entw." 14 (für 1904), 1905, p. 640 ff.

Auch die zahlreichen neuen Forschungen[1]) über Selbstdifferenzierung“ embryonaler Teile beziehen sich auf hier vorliegende Probleme: in der Tat hat sich ergeben, dass viele Teile des Embryo gewissen Alters, auch ohne dass man es sieht, schon als „Anlagen“ spezifiziert und für sich der Weiterdifferenzierung fähig sind; „formative“ Reize im Sinne einer auslösend-organogenetischen Beeinflussung der Teile des Organismus gibt es nicht in dem weitgehenden Maße, als man früher glauben durfte, obschon es immer noch, z. B. in der Linsenbildung der Vertebraten, typische Fälle derselben gibt. In ganz frühem Stadium scheint oft schon, aus der ursprünglichen harmonischen Äquipotentialität heraus, die Bestimmung über das wirkliche Schicksal von Keimesteilen getroffen zu werden. Aber damit hat gerade die „Differenzierung harmonisch-äquipotentieller Systeme“ in der einzelursächlich unauflösbaren Form, wie sie meinem ersten Beweise zugrunde liegt, sachlich sehr an Bedeutung gewonnen. Das allergrundlegendste an Differenzierung gerade geschieht nach der maschinell unvorstellbaren Vitalgesetzlichkeit.

Von „Selbstdifferenzierung“ kann in solchen Fällen natürlich nur in dem Sinne geredet werden, dass Anlagen, welche einmal als spezifizierte Potenzinhaber da sind, nun auch ihre Anlagen ohne spezifizierte Beziehung auf anderes entfalten können (wobei natürlich Formativwirkungen innerhalb dieses Entfaltungsgetriebes nicht ausgeschlossen sind): aber dass jene Anlagen und zwar, wie ausgeführt, wohl oft in sehr frühen Stadien, zu gesonderten wurden, das hat natürlich einen zureichenden Differenzierungsgrund. Besteht ein solcher nicht in Einzelkausalbeziehungen der Teile des Keimes zueinander (was ja bei wahrhaft harmonisch-äquipotentiellen Systemen, deren einzige extensive Differenzen einige ungleichpolige Achsen der Intimstruktur sind, gar nicht in weitgehendem Maße möglich ist), nun: so liegt er eben in Äußerungen der autonomen gestaltenden Entelechie.

Die neuen Versuche über „Selbstdifferenzierung“ zeigen aber, dass dieser Entelechie mehr an Ursprünglichkeitsleistungen aufgebürdet werden muss, dass sie weniger späteren einzelursächlichen gegenseitigen Relationen überlässt, als man früher glaubte.

II.

Neben den harmonisch-äquipotentiellen und den komplex-äquipotentiellen Systemen hat die neuere Forschung einige abweichende Systemarten kennen gelehrt, welche auch als Ausgangspunkt autonomiebeweisender Betrachtungen gelten könnten, ohne dass sie gerade prinzipiell neues lehren würden:

1) Ebenda p. 756 ff.

Als gemischt-äquipotentielle Systeme habe ich Bildungen bezeichnet[1]), welche sowohl als harmonische wie als komplexe Äquipotentialsysteme gleichermaßen gelten können: ein typisches Beispiel ist das vierzellige Stadium des Seeigeleies: je zwei oder drei seiner Elemente zusammen können das Ganze leisten, wobei also auf jedes einzelne Element, im Vergleich zur Totalität, eine Einzelleistung fällt. Aber auch jedes einzelne Element kann die Totalität leisten. Auch im Gebiete der Restitutionslehre gibt es solche Systeme, z. B. bei der Ascidie *Clavellina*.

Harmonisch-komplex[2]) sind Systeme, zu denen ein guter Typus von Godlewski aufgefunden ward: ein normaler vollständiger Schwanz kann bei *Triton* auch von einem Teile des Körperquerschnittes, nicht nur vom ganzen Querschnitt regenerativ geliefert werden[3]): fasste ich früher, worauf gleich noch zurückzukommen ist, die Folge aller Querschnitte, in Hinsicht ihrer regenerativen Potenzen, als komplex-äquipotentielles System auf, so ist dem also jetzt hinzuzufügen, dass die einzelnen Teile jedes Querschnittes sich in Hinsicht der zu liefernden Komplexleistung, der Regenerations-„Anlage“, wieder harmonisch-äquipotentiell verhalten, indem die jedesmal gerade in Betracht kommende Gesamtheit derselben eben kein Bruchstück, sondern das Ganze liefert. —

In meinen „organischen Regulationen“ hatte ich als Basis aller Regenerationen komplex-äquipotentielle Systeme hypothetisch angenommen. Solche Annahme lässt sich ihres hypothetischen Charakters entkleiden in allen, z. B. bei vielen Würmern, bei *Clavellina* u. s. w. realisierten Fällen, in denen ein Organismus von einem und demselben Schnitte aus, je nachdem er eine hintere oder eine vordere Wunde darstellt, das Hintere oder das Vordere regenerieren kann[4]). Der Querschnitt als solcher kann also, wenigstens in idealer Form, das Ganze der Organisation liefern, ob er es schon in getrennten Leistungen tut. Durch den Rückgang auf ideale Komplexleistungen lässt sich also hypothesenfrei der Beweis führen, dass komplex-äquipotentielle Systeme den Regenerationen zugrunde liegen. —

---

1) Arch. Entw.-Mech. 14, 1902, p. 527.

2) Referat der vorletzten Anm. p. 782.

3) Harmonisch-komplexe Systeme liegen auch der Entstehung doppelköpfiger Planarien und allen sogen. Superregenerationen von Extremitäten bei Amphibien zugrunde.

4) Hier kommt das Problem der „Polarität“ und ihrer „Umkehr“ in Frage, das neuerdings zumal Morgan häufig erörtert hat.

Ich habe in meinem schon herangezogenen Referat in den „Ergebnissen der Anatomie und Entwickelungsgeschichte“ (p. 700) betont, dass man eine Strukturen- und eine Faktorenpolarität unterscheiden müsse, je nachdem die reagierende Struktur nur in einer Richtung reagieren könne, oder aber alle Richtung durch die auslösenden Ursachen gegeben sei. In jedem Falle ist besonders auszumachen, welche Art von „Polarität“ vorliegt.

Eine letzte Erweiterung erfährt die Lehre von den komplexen Potenzen und ihrer Verteilung durch die scharfe Betonung der sichergestellten Tatsache[1]), dass die Leistung eines komplexen Äquipotentialsystems bei Regenerationen jeweils eine Bildung ist, die selbst wieder ein komplexes Äquipotentialsystem in Hinsicht ihrer möglichen zukünftigen Leistungen darstellt: das Regenerat kann wieder regenerieren.

Es wäre den Maschinentheoretikern sehr zu empfehlen, sich gerade diesen Fall einmal recht eingehend zu überlegen. —

Lehrten die Eingangsbetrachtungen dieses Abschnittes ein Ineinandergreifen des Komplexen und des Harmonischen und vertieften die letztgepflogenen Erörterungen den Begriff des komplexen Systems, so sollen weitere Erwägungen den Begriff des Harmonischen vertiefen:

Wir wollen den Begriff der reziprøken Harmonie einführen zur Bezeichnung des proportional richtigen Zusammenwirkens verschiedener harmonisch-äquipotentieller Systeme.

Ein solches reziprokes Zusammenwirken gibt es jedesmal, wo bei der Analyse eines harmonischen Äquipotentialsystems von „Querschnitten" des Ganzen als den analytischen Elementen die Rede ist: diese Querschnitte bestehen nämlich, z. B. bei *Tubularia*, bei *Clavellina*, aus verschiedenartigen Geweben: die Leistung jedes Gewebes entspricht aber der jedes anderen. Auch bezüglich des Ektoderms und des Entoderms der Seeigellarven ist das gleiche der Fall.

Naturgemäß müssen auch bei Regenerationen, welche zu völlig typischem Ersatze führen sollen, die ausgestaltenden Differenzierungen der zunächst, auf komplex-äquipotentieller Basis fertiggestellten „Anlage" in deren einzelnen, etwa Gewebsklassen entsprechenden, Bestandteilen in reziproker Harmonie zueinander stehen.

Die reziproke Harmonie wäre nun ohne weiteres durchsichtig, wenn es erlaubt wäre, anzunehmen, dass ein bestimmtes Elementarorgan (Gewebe) unter den Bestandteilen des Systems als eines Ganzen mit der proportionalen organogenetischen Leistung voranginge, und dass jedes Einzelspezifikum dieser Leistung durch seine Örtlichkeit die Örtlichkeit aller Einzelspezifika an den anderen Elementarorganen bestimme. Doch trifft diese Auffassung z. B. für die Keimblätter der Echiniden sicher nicht zu und ist auch in anderen Fällen wenig wahrscheinlich. Übrigens würde bei ihrer Richtigkeit nur das in der Differenzierung vorangehende Teilsystem mit Recht den Namen des „harmonisch-äquipotentiellen Systems" verdienen.

Ist nun aber die soeben hypothetisch skizzierte Annahme un-

1) Arch. Entw.-Mech. 21, 1906, p. 754.

haltbar, sind alle Teilsysteme des Ganzsystems für sich harmonisch-äquipotentielle Systeme echter Art, so ist ihr reziprokes Zusammenarbeiten offenbar ein besonderes Problem.

Ich habe früher den Begriff der „konfigurativen Harmonie" eingeführt, um die Tatsache zu bezeichnen, dass voneinander unmittelbar unabhängige Prozesse im Keim vermöge ihrer gegebenen Anordnung doch endlich zu Bildungen zusammenschließen, welche organisatorisch und funktional einheitlich sind. Es war diese konfigurative Harmonie des Keimes ein Glied seiner statischen Teleologie überhaupt, welche freilich als seiner dynamischen Teleologie Ausfluss erkannt werden konnte.

Können wir reziprok-harmonische Ausgestaltungsleistungen nun auf statisch-teleologischer Basis, auf Grund eines irgendwie gegebenen Konfigurativen verstehen?

Für reziproke Harmonie im Rahmen echter Ontogenese möchte das wohl angehen; hier könnte etwa die Annahme Geltung haben, dass vielleicht gewisse, für die organogenetischen Leistungen der Teilsysteme eines harmonisch-äquipotentiellen Ganzsystems notwendige stoffliche Mittel diesen Teilsystemen im allerersten Beginn der Differenzierungsphänomene überhaupt in zueinander passendem Maße zugewiesen seien: wird nun von jedem Teilsystem ein äquivalenter Bestandteil entfernt, so passen eben im Reste des Ganzen die Anteile der verschiedenen Mittel in den verschiedenen Teilsystemen doch noch zueinander. Die Entelechie hätte hier im Differenzierungsbeginn also alles so angelegt, dass im späteren Differenzierungsablauf selbst Faktoren beschlossen wären von primär-regulatorischem Charakter, d. h. von der Art, dass in ihnen selbst das Korrektiv gewisser Störungen belegen ist.

Aber solche Auffassung passt nicht für durchaus atypisch gesetzte Störungen, z. B. für den ganz beliebig zerschnittenen abgetrennten Kiemenkorb der *Clavellina*, und sie passt auch nicht auf die reziprok-harmonische Ausgestaltung von regenerativen Anlagen. Für beide Phänomenreihen fehlt jene Urdifferenzierung, welche für das Bewahren eines proportionalen Charakters der Mittel in Teilsystemen von Anfang an gleichsam gesorgt haben könnte.

Bleiben wir einmal etwas länger beim Studium regenerativer Ausgestaltung stehen: hier eben trägt doch jede Gewebsart des Stammes an ihrem Teile bei zur Herstellung der Anlage, die sich dann differenziert, nicht aber ist die Entstehung dieser Anlage eine Einheitsleistung, so wie etwa an Eiern der zur Reifezeit eintretende erste große Differenzierungsprozess eine Einheitsleistung ist.

Aber damit wird, wenigstens in gewissen Fällen, reziproke Harmonie zu einem Sonderproblem. Sie wird es, wenn sie auf ihren Ausgang, auf die zu ihr fähige Gesamtanlage gleichsam zurückprojiziert wird: dieser Anlage einzelne Teile können nicht auf

ohne weiteres deutlichem Wege aus einer Urquelle das Vermögen zur harmonischen Reziprozität ihrer Leistungen erhalten haben.

Mit Absicht sage ich „nicht auf ohne weiteres deutlichem Wege“, denn dass überhaupt eine Urquelle für diese Reziprozität existiert, das glaube ich allerdings. Aber mir scheint, dass hier ein Sonderphänomen vorliegt, das auf neuem Wege, für sich genommen in die Entelechielehre führen muss: eben doch ist eine Urquelle da für die Gesamtheit der Anlage dessen, an dem sich Reziprozität der Harmonie des Einzelnen bei der Ausgestaltung äußert: aber eine Urquelle, die wir erst aus ihrer Leistung kennen lernen, die wir weder aus dem bekannten Lebensautonomen noch maschinentheoretisch ableiten können.

So zeigt sich uns denn in reziproker Harmonie, wir können auch sagen in der Harmonie mehrerer einzelkausal voneinander unabhängiger harmonisch-äquipotentieller Systeme zueinander, ein neuer Weg, der zur Einsicht in lebensautonomes Geschehen führt.

Diese Skizze soll nur andeuten, nicht ausführen, und zwar letzteres um so weniger, als ich in Bälde Veranlassung zu neuer Gesamtdarstellung meiner Ansichten über das Leben haben werde. So mag es denn an diesem wenigen über reziproke Harmonie genug sein.

Damit aber verlassen wir das Gebiet der Ergänzungen zur allgemeinen Theorie der Formbildungssysteme überhaupt.

III.

Sachlich haben sich bisher alle Einzelfälle harmonischer Äquipotentialität, einschließlich der im Abschnitte I neu beigefügten Anfangsdifferenzierung des Keimes, als Fälle histologischer Differenzierung dargestellt: es handelte sich um eine gegebene Reihe von Elementen, meist Zellen, für die experimentell die Fähigkeit unter dem Kriterium harmonischer Äquipotentialität Differenzierung zu leisten erwiesen war; sie leisteten Differenzierung an ihrem Orte; was sie leisteten, und damit für die Leistung der Ort wurde harmonisch am äquipotentiellen Materiale bestimmt.

Es soll jetzt ein Fall von Differenzierung kurz erörtert werden, in welchem harmonische Äquipotentialität der Elemente sich in Leistungen zeigt, welche ganz wesentlich in deren typischer Ortsveränderung mit bestehen. Einen solchen Fall bietet die Bildung des Skeletts der Echiniden seitens der primären Mesenchymzellen oder der Kalkbildner, wie Herbst sie nennt, uns dar.

Die Kalkbildner bilden das sehr typische Pluteusskelett durch aktive Ortsveränderung und durch Kalkausscheidung dort und so, wie es jeweilig nötig ist.

Solches Phänomen wäre etwa mit Weismann’schen Denkmitteln verständlich, wenn nur auf durchaus „absolut normalem“

Wege Skelettbildung möglich wäre, wenn ein normales Skelett nur dann zustande käme, wenn keine Störung irgendwelcher Art in den ontogenetischen Ablauf eingreift.

Nun habe ich aber schon vor Jahren[1]) gezeigt, freilich zu anderem Zwecke, dass die Mesenchymzellen an die typischen Ektodermorte wandern und typische Skelette bilden, auch wenn sie bald nach ihrem Eintritt in das Blastocöl, noch als Haufen beieinanderliegend, durch Schütteln an ganz abnorme Orte gebracht worden sind. Aus dieser Tatsache kann wohl nicht nur, worauf es damals ankam, auf „Richtende Reize" als ontogenetische Faktoren, sondern kann auch, wenigstens mit Wahrscheinlichkeit, auf eine Gleichvermöglichkeit aller Mesenchymelemente zur Bildung jeweils jedes einzelnen Skelettanteils geschlossen werden[2]).

Doch wird die Fähigkeit der Mesenchymelemente zu jeweils jeder Einzelleistung bei der Skelettbildung ja geradezu bewiesen durch alle Isolierungsversuche an Blastomeren: wenn halbe oder viertel oder auch dreiviertel Keime das ganze Skelett in verkleinertem Maße bilden können, so heisst das eben, dass der relative organisatorische Anteil jeder Einzelmesenchymzelle in jedem Falle ein anderer ist.

Erwähnung mindestens verdient auch in diesem Zusammenhang die von Peter[3]) aufgedeckte außerordentliche Variationsbreite der Zahl der Mesenchymzellen, obwohl sie, auf verschiedene Individuen sich beziehend, natürlich nicht unmittelbar über die Potenzen der Elemente eines Individuums in bezug aufeinander etwas aussagt. Aber es ist doch sehr seltsam, dass bei derselben Spezies oft nur einige 20, oft über 80 Mesenchymzellen die Leistung einer und derselben typischen Skelettform besorgen können.

Und was bedeutet denn nun eigentlich analytisch der von den Mesenchymelementen ausgehende, zu sehr typischer Form führende skelettbildende Prozess, wenn den einzelnen Mesenchymindividuen ihre Einzelleistungen nicht zugemessen sind? Das Skelett ist typisch in der Form seiner Einzelteile und in ihrer Lage zueinander: da müssen denn wohl auch die Mesenchymelemente in ihrer Gesamtheit, da muss das System der Mesenchymelemente harmonisch-äquipotentiell sein, nicht nur in bezug auf das, was jeweils histologisch geleistet wird von jedem einzelnen, sondern auch in bezug auf die Örtlichkeit, wo jede Einzelleistung statthat.

---

1) Arch. Entw.-Mech. 3, 1896, p. 362.

2) Dass die Mesenchymzellen äquipotentiell sind, zeigen auch die Befunde von Herbst, dass Larven, welche anfangs in Seewasser mit Lithiumzusatz oder in solchem ohne Schwefel aufgezogen werden, mehr als zwei Skelettausgänge und infolgedessen bis zu fünf Armen (in radiärer Anordnung!) bilden. Die Mesenchymzellen sind dabei auch hinsichtlich des Ektoderms verlagert (Mitt. Stat. Neapel 11, 1893, p. 136, Arch. Entw.-Mech. 2, 1896, p. 455; 17, 1904, p. 306).

3) Sitz.-Ber. Akad. Berlin 1905, p. 884.

Wenn es nur in der absolut-normalen, durchaus ungestörten Entwickelung typische Skelettbildung geben würde, so könnte man sich wohl eine Maschine ersinnen und ein Analogon zu ihr in der Gesamtheit der Mesenchymelemente annehmen. Von solcher Maschine würde jeweils ein Teil, der auf die Bildung eines typischen spezifizierten Skelettanteils eingestellt wäre, auf jedes Element verteilt. Gleichzeitig aber hätten typische Richtungsreizphänomene derart in den Bedingungen ihres Geschehens auf die einzelnen Elemente verteilt zu sein, dass, wenn etwa ein Element d seine Skelettleistung absolviert hätte, es auf das Element e zunächst eine (örtlich sehr spezifizierte) chemotaktische Wirkung ausübte; hätte e ihr entsprochen, so würde es nun seinerseits seine Skelettleistung absolvieren und so fort.

Nun gibt es aber keine spezifizierten Elemente a, b, c u. s. w., sondern jedes ist gleichsam alle zugleich!

Dazu gibt es kein Analogon einer Maschine. Freilich aber gibt es ein anderes Analogon dazu: die Schar der Mesenchymzellen ist einer Schar von Arbeitern analog, denen in ihrer Gesamtheit. aber ohne Rollenverteilung, eine komplizierte tektonische Aufgabe gestellt ist, welche jeder von ihnen kennt und kann; wie sie gerade zufällig gestellt sind, übernehmen sie die Einzelausführungen an dem in Auftrag gegebenen Werk; was jeder einzelne tut, das hängt ab von der Spezifität des schon erledigten und vom idealen Ganzen. Mit schlechten oder mit zu wenig Steinen können auch die Arbeiter nicht bauen: Herbst hat vieles darüber mitgeteilt, was alles die Mesenchymzellen in ihrer Arbeit stören kann[1]). Auch wenn Kohlensäure den Zellen ihr Skelett aufgelöst hat, dann aber wieder entfernt wurde, werden die Mesenchymzellen in ihrer Arbeit weitgehend gestört[2]): sie machen zwar noch ein Skelett, aber es ist nun nicht sehr typisch: man möchte hier an einen verderblichen Einsturz bei einem Bau denken, aus dem die Arbeiter sich und die Arbeit retten, so gut sie können, ohne dass doch, wohl wegen mangelhafter Kommunikation unter den Genossen, ganz das richtige geschehen kann.

So wäre also die Skelettbildung auf die „Handlung" reduziert? Das nicht, aber wohl auf solche Bewegungskombinationen von Tieren, die man Instinkte nennt, und zwar würde sich ein Charakteristikum von „Instinkten" hier besonders ausgeprägt zeigen, das ich anderen Orts im Falle seines Vorkommens als ein Indizium

1) Vgl. die in vorletzter Anmerkung genannten Arbeiten und andere. Ich denke hier namentlich an die Notwendigkeit von gewissen Salzen. — Man beachte, dass auch bei den in der vorletzten Anmerkung mitgeteilten Phänomenen irgend etwas in bezug auf die Kommunikation der Mesenchymzellen unter sich gestört sein muss!

2) Arch. Entw.-Mech. 9, 1899, p. 137.

von Lebensautonomie, ja als mehr denn nur ein Indizium für sie, bezeichnet habe[1]).

Doch muss hier diese Andeutung genügen: wir wollen hier nur von Formbildungsphänomenen handeln.

Die Leistungen der Mesenchymzellen der Echiniden bei der Skelettbildung stellen also Phänomene dar, welche sich selbständig neben die Differenzierungen harmonisch-äquipotentieller Systeme ordnen lassen, zum mindesten als eine Erweiterung derselben.

Sie sind zu einem selbständigen Gedankengang, der in die Einsicht der Autonomie von Lebensvorgängen führt, verwertbar.

IV.

Alle meine Beweise einer Autonomie der Lebensvorgänge haben diese Form: Wenn das problematische Phänomen aus dem Anorganischen begriffen werden könnte, so wäre das nur auf Grund der Annahme einer anorganischen „Maschine“, d. h. einer hochkomplizierten, nach den drei Achsen des Raumes verschieden gebauten, aus spezifischen chemischen und physikalischen Wirkungsverkettungen spezifisch zusammengesetzten Konfiguration möglich. Aber eine solche „Maschine“ ist wegen dieser oder jener Charakteristika des Phänomens durchaus unmöglich.

Man hat mir persönlich, nicht im Drucke, eingewendet, dass ich eine rein-chemische Entwickelungstheorie nicht ausgeschlossen hätte, und ich will im folgenden auf diesen Einwand wenigstens mit einigen kurzen Bemerkungen eingehen.

Für die mechanische Naturauffassung des Anorganischen würde, so könnte man zunächst sagen, ja auch jeder Chemismus Maschinengeschehen, nämlich mechanisches (elektromagnetisches?) Maschinengeschehen sein: mit der Maschine überhaupt wäre also auch der Chemismus im besonderen abgewiesen. Doch wir wollen uns die Aufgabe nicht so leicht machen, sondern im folgenden das Chemische chemisch, d. h. eine elementare Natursonderheit im Sinne phänomenalistischer Naturwissenschaft, bleiben lassen.

Dann gibt es meines Erachtens zwei ausschlaggebende Gründe, welche eine chemische Formbildungstheorie unannehmbar machen:

Eine rein chemische Formbildungstheorie, eine Formbildungstheorie also, welche alle Morphogenese ohne Rest auf bekannte chemische Wirkungsweisen zurückführen will, darf für alle Fälle harmonisch-äquipotentieller Keime von Bilateraltieren nichts anderes voraussetzen als dieses: die chemische Substanz oder das Gemisch, welches durch seine Zersetzung oder Entmischung die Ontogenese leiten soll, und fünf örtlich gekennzeichnete, im übrigen unbestimmt gelassene Beziehungssonderheiten, welche durch die Endpunkte der

1) „Seele“ III.

beiden ungleichpoligen und der einen gleichpoligen Achse der Intimstruktur des Keimes gegeben sind.

Es mag nun durch den Entwickelungsanstoß die Zersetzung oder Entmischung der morphogenetischen Substanz in Gang gesetzt sein, dann ist zuzugeben, dass sich mit Hilfe der ausgezeichneten Achsenpunkte einiges vom Charakter der harmonischen Äquipotentialität verstehen lässt. Sei der erste „morphogenetische“, d. h. chemische Prozess der Zerfall eines bestimmten Anteils a der Ursubstanz A in die Sonderheiten B und C, welche zugleich Quanten bedeuten sollen, dann setzt sich also nach dem Zerfall das von dem chemisch Maßgebenden Vorhandene zusammen aus A—a, B, C. Es steht nun nichts im Wege, von den Endpunkten der einen ungleichpoligen Achse Wirkungen auf B und auf C ausgehen zu lassen, welche beide jeweils einem Pole nähern: dadurch wäre das Ganze morphologisch in drei aufeinanderfolgende Abschnitte B, A—a, C, jeweils von bestimmter Größe, gesondert. Ja, und eben hierin liegt das wichtige, wenn vom Keime, d. h. von der Ursubstanz A, $\frac{1}{n}$ genommen wäre, so könnte sich doch der Rest in die morphologischen Gebilde $\frac{B}{n}$, $\frac{A-a}{n}$, $\frac{C}{n}$, also harmonisch-äquipotential, aufteilen.

Gerade die so typisch-harmonische Darmgliederung des Echinidenkeimes auch im Experimentalfalle, möchte wohl diese Auffassung prinzipiell zulassen[1]).

Es ist klar, dass die morphologische Gliederung der chemischen Entwickelungsgrundlage nun auf gleichem Wege weiter gehen kann; zumal ja nichts im Wege steht, ein Reservoir von Fermenten im Keim (Kern?) gegeben sein zu lassen, und etwa anzunehmen, dass die neu auftretenden morphogenetischen Stoffe jeweils ein passendes Ferment, das ihre weitere Zerlegung betreibt, vorfinden. Auch steht nichts im Wege, ein gleiches in bezug auf die anderen Achsen im Geiste auszudenken.

Aber, um beim Echinidenkeim zu bleiben, der erste Punkt, wo diese Auffassung prinzipiell versagt, ist die Bildung der seltsamen bilateralen Ringfigur des Mesenchyms mit den zwei sphärischen Dreiecken; eine Figur, die vielleicht im Ektoderm ihre Vorbildung besitzt. Und dieser Fall einer spezifizierten Konfiguration bei doch gleicher chemischer Charakteristik ist es überhaupt, der eine chemische Entwickelungstheorie versagen macht und eine maschinelle zu erinnern zwingt, die dann auch versagt.

---

1) Wir sprechen hier ja ex hypothesi! Voraussetzung unserer prinzipiellen chemischen Ableitung würde unter anderem die chemisch-differente Natur wenigstens gewisser Bestandteile der drei Darmabschnitte sein.

Man denke hier besonders an komplizierte Skelette und an komplizierte Nervensysteme: hier weiß man, dass es der Bau aus gleichem Stoff und nicht die Verschiedenheit des Stoffes ist, welche die Charakteristik bedingt. Und doch ist auch alle Form gar und gar nicht etwa die dem Stoff inhärente, also kurz gesagt, krystallinische Form!

Spezifizierte Form ein und desselben Stoffes ist aber aus chemischer Zerlegung ohne Assistenz einer auf eben die Form gerichteten Maschine durchaus unverständlich: sie ist eben nicht mehr „Form", die sich nur aus Richtungen und Quanten ergibt. Anders gesagt: sie ist nicht Ausdruck eines Gleichgewichts, bei dem nur chemische Quanten und die allgemeinen Raumrichtungen beteiligt sind. Es müsste eine auf sie gestellte Maschine da sein — und die kann wieder nicht da sein.

Der zweite ausschlaggebende Punkt gegen jede chemische Theorie der Morphogenesis liegt in dem Vorkommen der zahllosen Restitutionsleistungen am fertigen Organismus.

Zunächst sei einmal kurz die echte Regeneration betrachtet: wo kommt denn da, in der Regenerationsanlage, die vorher zerlegte morphogenetische Ursubstanz plötzlich her: und zwar nicht als „Ursubstanz", sondern als Anlage etwa eines Fußes? Ganz abgesehen davon, dass nun für die Ausgestaltung der Anlage das erst erörterte Bedenken einsetzt!

Und wie kommt es beim zerschnittenen Kiemenkorb der *Clavellina* oder bei Bruchstücken der *Planaria* zur umdifferenzierenden oder, um mit Morgan zu reden, morphollaktischen Restitution, die zunächst einmal die ganze vorhandene Organisation völlig oder teilweise durch Rückwärtsdifferenzierung gleichsam einschmilzt. Wo ist hier die chemische Ursubstanz; im erwachsenen Organismus?: Wie geht es denn chemisch zu, dass am isolierten Kiemenkorb der *Clavellina* die viele „Kiemenkorbsubstanz" nun verschwindet um dann, bei der Auffrischung, doch wieder aufzutreten, aber in einem Quantum, das zur vorhandenen Gesamtmasse mit Rücksicht auf die Normalorganisation passt? Nehmen wir hier selbst an, dass „Ursubstanz" noch überall im Körper des Erwachsenen vorhanden gewesen sei, so muss doch das quantitative chemische Verhältnis zu ihr und ihren Zersetzungsprodukten dadurch, dass vom Organismus nur ein Teil eines Organsystems belassen ward, nämlich ein Teil des Kiemenkorbes, ganz fundamental und chemisch irreparabel gestört sein!

So scheint mir denn also eine chemische Formbildungstheorie ganz und gar unmöglich und weit leichter als eine maschinelle widerlegbar zu sein.

Ich gebe aber durchaus zu, dass eine solche von mir vor Abweisung des eigentlich Maschinellen hätte erledigt werden sollen

und freue mich in diesem Sinne, das Versäumte hier, einstweilen in kurzer Form, nachgetragen zu haben.

V.

Als Ergänzung zu früheren Ausführungen[1]) soll hier endlich auf einige neuen Äußerungen für und wider den „Vitalismus" kritisch hingewiesen werden, soweit wenigstens solche überhaupt der wissenschaftlichen Beachtung wert sind. Doch soll diese kritische Übersicht diesmal sehr kurz gehalten sein.

Ein psychologisierender Vitalismus, nicht gerade erkenntniskritisch ganz einwandfrei auftretend, scheint allmählich an Boden zu gewinnen, d. h. ein Vitalismus, der die Lebensphänomene nicht nur nach entfernter, sondern geradezu nach nächster Analogie mit den Handlungen des Erfahrung machenden und auf Grund von Erfahrung wissenden und wollenden Menschen betrachtet.

Pauly vertritt solche Anschauungen in voller Deutlichkeit, in mehr maskierter Form huldigen ihr Semon und Jennings, ja sogar Rhumbler[2])!

Ich schicke allem weiteren voraus, dass ich einen psychologisierenden Vitalismus für durchaus unannehmbar halte.

Das gerade war das Verdienst des „Neovitalisten", der ja vor uns allen hier die Priorität in der Aussage, wenn schon nicht in der Form der Begründung hat, Eduard von Hartmann's nämlich, dass er, um in seiner Terminologie zu reden, „Unbewusstes" und „Bewusstes" im Vitalen scharf getrennt hat.

Pauly will in seinem anregenden Buche „Darwinismus und Lamarckismus" (München 1905) geradezu alle vitale Zweckmäßigkeit auf Erfahrung und Urteil zurückführen: es gibt nach ihm nur das „sekundäre Wissen und Wollen" meiner Terminologie. Eigentlich zwingend beweisen tut Pauly weder diese seine Lehre noch die Autonomie des Lebens gegen die Maschinentheorie überhaupt. Dass er schon im Titel und noch nachdrücklicher beinahe im Inhalt Lamarck als seinen Meister erkennt, mag aus subjektiven Erlebnissen verständlich sein; günstig für die ganze Erfassung des

1) Diese finden sich: „Biol. Centralbl." 22, 1902, p. 439; 23, 1903, p. 697. „Naturbegriffe u. N. U." Zusatz 30. „Ergebn. d. Anat. u. Entw." 14 (für 1904), 1905, p. 782ff. Man vgl. auch meine Geschichte des Vitalismus.

2) In einer neuen Arbeit Rhumbler's (Zeitschr. wiss. Zool. 83, 1905, p. 50) findet sich der für diesen Autor seltsame Satz: „Möglich, dass schon in der Amoebe eine Miniaturpsyche wohnt." Eine Anmerkung fügt hinzu, dass „Psyche" als ein „Energiespiel unbekannter Art genommen" sei und nicht „metaphysisch" verstanden werden möge — woran, nebenbei gesagt, nie ein Vitalist gedacht hat!

Ich frage: Wie kann sich ein Autor, der obigen Satz schreibt, bei anderer Gelegenheit gegen den Vitalismus aussprechen! Und ich muss wahrlich so fragen, wenn ich in dem Satze mehr sehen will als eine bloße Phrase, die auf dem Boden eines unklaren „Monismus", wie ihn etwa Verworn vertritt, erwachsen ist.

Problems ist es nicht; ganz abgesehen davon, dass dadurch unnötigerweise die Frage des Vitalismus mit dem Deszendenzproblem von allem Anfang an verknüpft wird, scheint es mir, als stünde gerade Lamarck zeitgenössischen und früheren „Paläovitalisten" an Klarheit[1]) und Überschauen aller Konsequenzen bedeutend nach. Dass ich dieses Urteil nicht etwa erst auf Grund der Lektüre des Pauly'schen Buches fälle, wird mir glauben, wer weiß, dass ich gerade Lamarck's vitalistischer Bedeutung in meiner Geschichte des Vitalismus, deren Umfang beschränkt sein musste, in einer Anmerkung glaubte Genüge tun zu können[2]).

Immerhin ist vielleicht der Titel von Pauly's Buch geeignet, vitalistische Einsichten in Kreise zu tragen, die sonst „Vitalistisches" gar nicht lesen würden, und überhaupt ist ja natürlich einem so geistreichen Buche wie diesem auf einem Gebiete, das, wie die Biologie, in leicht fasslicher Form größtenteils immer noch von Literatur der allerminderwertigsten Sorte beherrscht wird, eine weitgehende Verbreitung aufs herzlichste zu wünschen[3]).

Semon nennt sich in seiner „Mneme" (Leipzig 1904) nicht Vitalist und nimmt zum Vitalismus keine Stellung, woher es denn wohl auch kommt, dass er die vitalistische Literatur viel zu wenig beachtet hat[4]). Aber was er vorträgt, ist eine Lebensautonomielehre neuer Form. Er ist ebenso hypothetisch und dogmatisch wie Pauly: bewiesen wird in keinem Falle, dass teleologische Prozesse der Morphogenesis und Physiologie auf Erfahrung, auf „Gedächtnis" beruhen. An anderem Orte schon bin ich näher auf Semon's Mneme eingegangen: eine Verbreitung in weite Kreise wünsche ich auch diesem Buche.

Jennings[5]) hat anlässlich seiner Untersuchungen über die Existenz einer „historischen Reaktionsbasis" bei Actinien, um in

---

1) Kassowitz (diese Zeitschr. 25, 1905, p. 753) sieht gerade im Lamarckismus einen Gegenbeweis des Vitalismus!

2) „Der Vitalismus a. G. u. L", p. 83, Anm. 2.

3) Gut gelungen scheint uns vor allem Pauly's Analyse des Urteils, zumal seine Fassung des Begriffs des „Mittels". — Bedenklich andererseits ist die gegen Ende auftretende Grenzverwischung zwischen Belebtem und Unbelebtem und die Ausführung über das Ausgedehntsein des vitalen Prinzips; das wirft eigentlich alles früher Dargelegte wieder um, ebenso wie die Zustimmung zu der elektromagnetischen Lebenstheorie von Pikler, dessen Buch im übrigen gute psychologische Analysen enthält (Physik des Seelenlebens, 1901). Die Sätze von Lenz und Le Chatelier haben unseres Erachtens mit einer Lebenscharakteristik gar nichts zu tun; sie sind viel zu allgemein, teilweise sogar aprioristisch.

4) Außer in meiner „Seele" hätte er auch im Abschnitt B, III, 8 meiner „Organischen Regulationen" für ihn Wichtiges ersehen können. Auch war in letzterem Buche (p. 132) auf Hering's Schrift hingewiesen! Freilich betonte ich gerade, dass der Nachweis von „Erfahrung" bei organogenetischen Prozessen eben noch durchaus nicht erbracht sei! (Zumal auch „Seele" Zusatz 11.)

5) Journ. exp. Zool. 2, 1905, p. 473.

meiner Terminologie zu reden, den Gedanken geäußert, dass alle Regulationen überhaupt, auch die Restitutionen, der Methode des „trial and error", also einem direkten Analogon der Handlung, ihren Ablauf verdanken. Als „Vitalist" will er übrigens durchaus nicht gelten; theoretisch spricht er sich sehr allgemein und unbestimmt aus.

Soll ich sachlich zu den Ausführungen aller dreier genannten Forscher etwas bemerken, so kann es nur dieses sein: Wir wissen erstens gar nichts über eine Vererbung gemachter „Erfahrungen", ja nicht einmal etwas über eine Vererbung physiologischer Adaptionen. Mit solcher Vererbung müssten zumal Pauly und Semon rechnen.

Von einem Besserwerden restitutiver Vorgänge mit wiederholtem Ablauf ferner ist bisher gar nichts bekannt.

Im Gegenteil: wir wissen, dass die kompliziertesten Restitutionen das erstemal tadellos und prompt zu verlaufen pflegen:

Das alles, zumal die zuletzt erwähnte positive Tatsache spricht gegen jede Art von Analogie der physiologischen autonomen Geschehnisse mit echten Handlungen.

Andererseits tut es der Einsicht in der Autonomie gewisser Lebensphänomene, zumal auf dem Gebiete der Morphogenesis, gar keinen Abbruch, wenn sie sich nicht als Analogie von Handlungen erweisen: es gibt eben noch andere nicht-maschinelle Sondergesetzlichkeiten in der Natur als die gerade von Psychoiden geleiteten. Man muss nur streng formulieren, was geschieht, um durch Analyse dann die Einsicht in Autonomie oder Nichtautonomie zu gewinnen. Ich habe diesen Versuch gemacht.

Die Anwendung des „Mneme"-Begriffs dort, wo objektale Erfahrung nicht notorisch vorliegt, muss also stets hypothetisch bleiben und nützt gar nichts.

Um recht klar zu machen, was ich hier meine, will ich einmal von den von Roux unterschiedenen beiden Perioden der individuellen Morphogenesis, der organbildenden und der funktionellen Periode, ausgehen: In ersterer, zu der auch der größte Teil aller Restitutionsabläufe, neben der ersten Phase der Ontogenie engeren Sinnes, gehört, wissen wir wirklich ganz und gar nichts über früher einmal stattgehabte „Erfahrung"; ja wie sollte sie gar für Restitutionen von ganz atypischen Ausgangspunkten aus vorliegen? Wir haben aber gerade für diese erste Periode der Morphogenesis viele Beispiele unserer „harmonisch-äquipotentiellen Systeme" vorbringen können[1]). Und das nützte etwas. Und das war außerdem unbefangen betrachtet.

1) Mit den Ansichten Child's habe ich mich schon zweimal („Naturbegriffe", Zusatz 30 u. „Ergebn. Anat. u. Entw.-Gesch. 14 (für 1904), 1905, p. 788ff.) auseinandergesetzt. Es gibt für ihn keine eigentliche Formleistung als solche, sondern alles ist der Effekt von „physiological conditions" im Sinne funktioneller Anpassung. Ich will diese, von ihm selbst nur für Bewegungseffekte in ganz beschränktem

Wissenschaft muss doch beginnen mit der Analyse dessen, was da geschieht, und nicht mit hypothetischen Ansichten über das, was vielleicht einmal früher geschehen sein könnte: dass es harmonisch-äquipotentielle Systeme gibt, wissen wir; ob alle Formbildung vererbte frühere Erfahrungen auf physiologischem Gebiete darstellt, davon wissen wir absolut nichts. —

Über Schneider, mit dem ich mich schon einmal auseinandersetzte und dessen neuere Äußerungen[1]) ja auch den Lesern dieser Zeitschrift ohne weiteres zugänglich sind, will ich hier, zu p. 379 seines Aufsatzes „Vitalismus" nur das eine bemerken, dass ich keinen wirklichen Beweis einer Lebensautonomie darin erblicken kann, dass Schneider in irgendwelchen Inhaltsbestandteilen von Zellen, die bei dem Funktionsleben eine Rolle spielen sollen, keine Veränderungen sieht. Um sehen dreht sich doch aller mikroskopische Nachweis. Aber was können wir hier alles nicht sehen und es ist doch da! —

Tischler[2]) ist durch zytologische Studien und im Anschluss an eine Äußerung von Correns der Annahme einer Autonomie von Lebensvorgängen zugeführt worden. Correns will „den Sitz der Anlagen, ohne feste Bindung, in den Kern, speziell die Chromosomen verlegen, und daneben noch außerhalb des Kernes, im Protoplasma, einen Mechanismus annehmen, der für ihre Entfaltung sorgt"[3]). Mit Recht weist Tischler diesen „Mechanismus" eben als Mechanismus ab; wie könnte er sich auch fortgesetzt teilen und immer ganz bleiben! Tischler weist auf die nahe Verwandtschaft seiner Ansicht mit der meinigen, auch in methodologischer Beziehung, ausdrücklich hin[4]).

Mit G. Wolff setzte ich mich schon wiederholt auseinander; jetzt hat dieser verdiente Forscher seinerseits[5]) zu meinen Ausführungen Stellung genommen und das veranlasst mich zu einigen

---

Maße bewiesene Ansicht Child's hier nicht noch einmal eingehend widerlegen und erwähne sie nur, um zu zeigen, wie auch bei ihm die eigentlich organanlegende Phase sowohl bei der Ontogenese, wie bei der Restitution geradezu übersehen wird!

1) Diese Zeitschr. 25, 1905, p. 369; 26, 1906, p. 76.

2) Jahrb. wiss. Bot. 42, 1906, p. 564.

3) Man wird hier an Fick's „Manövrierhypothese" erinnert! Arch. Anat. Phys. Anat. Abt. Supp. 1905, p. 179.

4) Nach neuesten Ausführungen von Růžička (Arch. Entw.-Mech. 21, 1906. p. 306) soll das Plasma jeder Zelle in Hinsicht der Hervorbringung der Zellbestandteile ein harmonisch-äquipotentielles System sein. Übrigens soll daraus nach diesem Autor keine vitalistische Auffassungsart folgern, da alle Morphogenese von außen her beeinflussbar sei. Letzterem Schlusse vermag ich, wie oft dargelegt, nicht beizustimmen.

5) Mechanismus u. Vitalismus, 2. Aufl., Leipzig 1905, p. 39ff.

Entgegnungen. Kurz gesagt: Wolff teilt meine Schlüsse, aber verwirft meine Beweise. Er beschreibt einige „Maschinen", die durch eine Ebene geteilt werden und dabei doch ganz bleiben können; doch sind das alles Körper, die durch einfaches Aufeinanderlegen flächenartiger Gebilde entstanden sind, alles Körper, für welche die einfache Volumenformel Fläche × Höhe gilt[1]); und die einzige Maschine, welche das nicht ist (p. 50ff. bei Wolff), ist durch eine Ebene in dem Ganzen gleiche Teile nur teilbar, wenn sie in eine Ebene zurückgebogen ist: aber wer bringt sie denn wieder in ihre dreidimensionale Form? Kräfte in der Ebene doch wohl nicht! Übrigens gibt Wolff selbst zu, dass seine Maschine doch wohl nicht so ganz „einwandfrei" sei. Ich möchte dem beifügen, dass ich meinesteils das Ersinnen solcher Maschinen für sehr verdienstlich halte, denn dadurch wird immer noch schärfer präzisiert, worauf es recht eigentlich bei den „Lebensmaschinen" ankäme.

Wenn übrigens Wolff sagt, er könne sich zwar keine Maschine denken, die nun wirklich die mich zur Annahme der Lebensautonomie drängenden Kennzeichen besäße, aber er könne sich jemanden denken, der sie sich denken könne, so kann ich, scheint mir, mit diesem Zugeständnis zufrieden sein: es besagt angesichts einer problematischen Sachlage gar nichts; die Verhältnisse liegen hier eben ganz anders, wie etwa dann, wenn ich irgendeine Gleichung, von deren Lösbarkeit ich weiß, nicht lösen kann und nun sage: ich kann mir jemanden denken, der sie lösen kann. Nur der dogmatische Materialist, der Wolff ja nicht ist, dürfte im Ernste in unserem Falle so reden.

Ich kann Wolff nicht zugeben, dass der Vitalismus „eigentlich überhaupt keines Beweises" bedürfe, da er „die zunächst gegebene Auffassung" sei. Einfacher und einheitlicher würde die Natur bei Zulassung nur statischer Teleologie sein. Ohne Zwang aber darf methodisch keine Wissenschaftskomplikation zugegeben werden. Hier liegt nun freilich ein Zwang vor.

Auch kann ich Wolff immer noch nicht zugeben, dass er auf den Unterschied zwischen statischer und dynamischer Teleologie eingegangen sei: seine „primäre Zweckmäßigkeit" ist nicht ohne weiteres dynamische Teleologie, sondern könnte auch auf von Ewigkeit vorgesehener statischer Harmonie der Welt beruhen.

Dass statische und dynamische Teleologie „einander ausschließen" habe ich nie gesagt, sondern gerade im Gegenteil sehr eingehende Erörterungen über ihr Ineinandergreifen wiederholt angestellt[2]).

---

1) Übrigens bleiben sich selbst diese Maschinen nach Teilung durch eine Ebene nicht mehr gleich, sobald es auf die Höhe als solche ankommt!

2) Z. B. „Der Vitalismus a. G. u. L." Leipzig 1905, p. 244ff. Irrtümlich ist es auch von Wolff, mir (p. 41 ff.) die Ansicht zuzuschreiben, dass ein harmonisch-

Endlich noch eine mehr nebensächliche Angelegenheit: Wolff macht mir den Vorwurf, dass ich 1899 seine Linsenregeneration nicht als Beweis gegen die Maschinentheorie des Lebens hätte gelten lassen; 1901, in den „organischen Regulationen“ hätte ich das dann allerdings getan, 1905 aber, in meiner „Geschichte“, sei ich wieder anderer Ansicht geworden. Das alles zeige, wie schwankend mir selbst meine Beweise seien.

Ungefähr ganz dasselbe hat schon Fischel[1]) mir einmal gesagt; ich kann nur ganz dasselbe dagegen bemerken wie damals[2]):

1899 bewies meines Erachtens den Vitalismus nur die Analyse der Differenzierung harmonisch-äquipotentieller Systeme. Ein solches liegt bei der Linsenregeneration nicht vor.

1901 hatte ich auch den Beweis aus der Genese komplex-äquipotentieller Systeme gefunden: ein solches liegt im Wolff'schen Falle vor. Also beweist er, für mich, jetzt und erst jetzt.

1905 schildere ich Wolff's Darlegung von seinem Standpunkt und beurteile diesen kritisch: da kann ich ihr keine wahre Beweiskraft für die Existenz einer Lebensautonomie zugestehen.

Doch genug der Auseinandersetzung mit einem Forscher, mit dem es so sehr viel zahlreichere Berührungspunkte als Differenzen gibt. —

Über Ostwald's Stellung zum Vitalismus ist auch schon wiederholt von mir gehandelt worden. Hier nur wenige Worte über einige neue Äußerungen dieses Forschers: Wenn wir ihn so gewissermaßen zu Hause sehen, ich meine in den zahllosen Referaten seiner „Annalen“ über Arbeiten aus allen Gebieten des menschlichen Wissens, dann stellt es sich immer deutlicher heraus, was ich schon in meinen „Naturbegriffen“ gesagt hatte: dass Ostwald's Naturanschauung trotz seiner Gegnerschaft gegen den Materialismus selbst nichts anderes als ein verkappter Materialismus ist, ein Materialismus mit anderen Worten.

Wie sollte es auch anders sein bei einem Forscher, dem die drei Begriffe Energie, Intensität, Kapazität die ganze Natur aufbauen? Dass Qualitäten dazu kommen, besagt jedenfalls für das Geschehen in der Natur wenig: ich habe gezeigt, dass eine wirklich vollständige Energetik auf die Beziehungen zwischen Raumpunkten zurückgehen, dass sie diesen die drei Grundcharakteristika der Energetik beilegen muss. Da werden denn schließlich doch

äquipotentielles System eine in sich vollständig homogene Bildung sei: ich habe mit besonderem Nachdruck stets die intime Richtungsorganisation meiner Systeme vertreten und ausgeführt, dass es geradezu dem Kausalprinzip widerstreiten würde, anzunehmen, jene Systeme hätten nicht irgendwie typische Ungleichheit an sich! Eine auf das als Leistung von ihnen aus geschehende spezifisch-konfigurierte gerichtete Maschine wird damit freilich auch nicht denkbar.

1) Arch. Entw.-Mech. 15, 1902, p. 98 Anm.

2) Ergebn. Anat u. Entw. 11 (für 1901), 1902, p. 841 Anm.

alle Natureffekte Wirkungen von Kausalkräften, mögen sie auch mehrfache Namen im Gegensatz zu der einen Zentralkraft der mechanischen Physik, welcher die Qualitäten der Energetik Konfigurationen sind, besitzen.

Ich habe ausführlich dargelegt, dass das Bedeutsame an den Beziehungen zwischen Entelechie und Energie nur darin besteht, dass unter dem Einfluss ersterer Geschehendes den der Hauptsache nach bejahungsnotwendigen Sätzen der Energetik nicht widersprechen darf; dass aber damit auch wirklich alles Bedeutsame erledigt ist und die Annahme einer „vitalen Energieart" irgendwelcher Sorte — (obschon nicht durchaus unzulässig, so lange man den phänomenalistischen Boden nicht verliert)[1] — darum gar nichts besagt, weil „Energie" als solche nur ein Kausalmaß ist, die organische Energie aber, was ihre Faktoren und sonstigen Kennzeichen betrifft, nur eine potentielle, eine ausfüllende, imaginäre Energie (um mit Wundt zu reden) sein könnte[2]).

Ostwald hängt nun gerade besonders an dem Energetischen im Lebensautonomen, soweit er solches überhaupt problematischerweise zulässt; den Neovitalisten wirft er, wohl da sie sich um das Nicht-„Energetische", das Lebenseigne der Biophänomene besonders kümmern, einen „negativen und daher unfruchtbaren Charakter ihrer Denkmittel" vor. In derselben Besprechung[3]) eines Aufsatzes von Rhumbler kommt dann weiter geradezu das Wort „Maschine" vor in einem Sinne, welcher zeigt, dass Ostwald für das Leben physiko-chemischer Maschinentheoretiker ist, wie nur irgend ein Mechanist. Wir können wohl ruhig sagen: eine „Nervenenergie"

---

1) Der beste „energetische Vitalismus" scheint mir der von Bechterew (Die Energie des lebenden Organismus und ihre psychophysische Bedeutung, 1902) dargelegte zu sein, trotz epistemologischer Bedenken gegen ihn: nur latent ist seine neue Energieart natürlich auch. — Auch auf Sir Oliver Lodge (Life and Matter, 3. Aufl., 1906) sei bei dieser Gelegenheit hingewiesen.

2) Was Ostwald in einer Besprechung (Ann. d. Naturphil. 4, 1905, p. 270) meiner „Naturbegriffe" gegen dieselben eingewendet hat, beruht fast alles auf Missverständnissen und diese beruhen wohl auf zu flüchtiger Lektüre; einiges sind Ostwald's persönliche Ansichten, die aber auch unter Physikern Widerspruch erfahren: so z. B. dass Dissipation nur durch Wärmeleitung geschehe u. s. w. Für eine Auseinandersetzung intimerer Art ist hier nicht der Ort.

Zu Albrecht's Besprechung meiner Ansichten in den „Süddeutschen Monatsheften" (2. Jahrg., 2. Bd., 1905, p. 463) bemerke ich hier nur, dass es eine petitio principii einschließt, zu sagen, bei der Ganzentwickelung isolierter erster Blastomeren komme unendliche Komplikation noch gar nicht in Frage, sondern sei noch „ruhend", „latent"; vielmehr zeige gerade die Ganzentwickelung der Bruchteile, wie einfach alles hier geschehende sei: gewiss sind die Plasmaumlagerungen vom Halben zum Ganzen hier relativ einfach.

Das Problem ist aber vielmehr, ob die „latente" „ruhende" Komplikation, die sich jedenfalls als „latente, ruhende" geteilt hat und dabei, wenn auch „latent", ganz geblieben ist, eine Maschine sein kann oder nicht!

3) Annal. d. Naturphil. 4, 1905, p. 405 f.

in seinem Sinne hätte mit dem Wesentlichen des Lebendigen bei ihrem Bekanntwerden offenbar ebensowenig zu tun, wie die künftige Kenntnis der Synthese des Eiweißmoleküls.

An letzter Stelle mag in dieser kritischen Übersicht auf ein Werk botanischen Inhaltes hingewiesen werden, welches die Gesamtheit der botanischen Adaptationen in kritisch-analytischer und, was ohne Zögern anzuerkennen ist, teilweise geradezu mustergültiger Behandlung dem Leser vor Augen führt. Ich meine das Buch von Karl Detto: „Die Theorie der direkten Anpassung“ (Jena 1904).

Der Verfasser ist aber unter dem Banne einer angeblich von Mach und Geistesverwandten, tatsächlich aber wohl vielmehr von Verworn herstammenden unklaren Erkenntnistheorie, die idealistisch zu sein vorgibt und eigentlich grob materialistisch ist, befangen und ist überzeugter Darwinist; letzteres ganz wesentlich deshalb, weil er sonst unrettbar dem „Vitalismus“ verfallen zu müssen glaubt: er ist also Darwinist in bewusstermaßen dogmatischer Form.

Er hat „die Restitutions- und Regenerationsprozesse aus naheliegenden Gründen von der Betrachtung ausgeschlossen“. Weshalb lagen denn diese Gründe so „nahe“? Etwa weil hier der Darwinismus ganz und gar versagt hätte?

Seine Frage den Adaptationen gegenüber ist nun stets diese: sind es „Ökogenesen“, d. h. um mit Wolff zu reden, „primäre Zweckmäßigkeiten“, oder sind es „Ökologismen“, d. h. nicht zweckmäßige Vorgänge, sondern zweckmäßige Einrichtungen, welche freilich in dem teleologischen Reagierenkönnen auf gewisse Reize bestehen, aber doch nur innerhalb bestimmten Reizumfanges.

Diese Ökologismen sollen alle maschinell verständlich sein und sollen darwinistisch gezüchtet sein, weil — sonst der Vitalismus zu Recht bestände.

Natürlich ist es nicht schwer, alle Adaptationen als „Ökologismen“ nachzuweisen; hat doch keiner je die Grenzen der regulativen Fähigkeiten des Organismus geleugnet.

Es ist nun hier zunächst zu erwägen, dass auch meiner Meinung nach gerade die Adaptationen nicht ohne weiteres geeignet sind, eine Lebensautonomie zu begründen: ich selbst habe keinen einzigen Beweis auf ihr Vorkommen gegründet! Freilich beweist ihre Analyse auch ganz und gar nicht das Gegenteil. Hier muss alles zurzeit problematisch bleiben.

Hätte Detto sich auch nur etwas um die „vitalistische“ Literatur gekümmert, so hätte er das bemerkt; ja er hätte wohl auch bemerkt, dass überhaupt nicht gerade alles an seinen analytischen Ausführungen neu ist: in den „Organischen Regulationen“ habe ich bereits, ganz wie Detto, vor einer Vermengung von bloß

Formativem und Adaptivem gewarnt; ebenda ist nachdrücklich auf die Beschränkung und die Grenzen alles Regulativen hingewiesen; also auf das, was Detto Beschränkung der Variationsbreite nennt. Auch dass viele Adaptationen, z. B. bei Wasserpflanzen, sich nur als Hemmungen darstellen, steht in meinem Buche[1]) und stand schon früher bei Herbst; als Hemmungen, die teilweise auf Rechnung mangelnder Auslösung, teilweise auf diejenige mangelnder Mittel kommen.

Freilich bleiben es darum doch „Adaptationen" in rein beschreibend teleologischem Sinne: ist es doch Tatsache, dass bei Mangel auslösender und vermittelnder Faktoren stets gerade Solches in Wegfall kommt, was eben bei ihrem Mangel nicht nötig ist! Warum denn nicht anderes, warum denn nicht Lebenswichtiges? In der Reaktion eben oder in ihrem Unterbleiben zeigt sich das Adaptive. Das alles sieht Detto nicht, ebenso wie er nicht sieht, dass Regulatives, trotz seiner Grenzen, dort wo es ist, teleologischen Charakter trägt.

Aber seine kritische Behandlung der Adaptationsfakten auf botanischem Gebiete bleibt darum doch eine vortreffliche analytische Materialsammlung auch für den Gegner.

Hoffentlich entschließt sich Detto bei anderer Gelegenheit einmal, angesichts biologischer Fakten, unbeeinflusst durch Darwinismus und dogmatischen Mechanismus, unbefangen die Zentralfrage aufzuwerfen: „Kann hier eine Maschine als Grundlage gedacht werden oder nicht?" Diese Frage steht über derjenigen nach „Ökogenese oder Ökologismus"?, letztere bedeutet eine dogmatisch gekünstelte Trennung.

Damit sei unser Nachtrag beschlossen.

Dass E. v. Hartmann's neues Buch „Das Problem des Lebens" (Bad Sachsa, 1906) darin nur einmal kurz erwähnt wird, hat seine guten Gründe. Wo man beinahe nur beistimmt, braucht es nicht vieler Worte, und das tue ich zu v. Hartmann's Ausführungen, wenigstens auf biologischem Gebiete. Hat er doch, wie schon einmal gesagt, uns allen gegenüber hier der Sache, obschon nicht dem Wege nach, die Priorität. Besonders schätze ich seine Trennung des Vitalen vom „Bewussten". Auch ist er wohl der einzige, der in scharfer Form versucht hat, sich Rechenschaft zu geben von den Elementarbeziehungen des Vitalen zum Anorganischen.

Heidelberg, 5. Juni 1906.

---

1) Die „funktionelle Anpassung" des Knochengewebes ferner ist z. B. in meinem ersten Referate in den „Ergebn. der Anat. u. Entw.-Gesch." Bd. 8 (für 1898), 1899, p. 795ff. ganz ebenso, nämlich als Mechanomorphose gedeutet wie von Detto, der das wieder nicht kennt. Und dem ließe sich noch vieles (vgl. z. B. über Vererbung erworbener Eigenschaften meine Äußerungen in Zeitschr. wiss. Zool. 55, 1892, p. 45 und in dieser Zeitschr. 22, 1902, p. 181) hinzusetzen.

Die Erklärbarkeit der Ontogenese durch materielle Anlagen.

Ein kritischer Beitrag zur theoretischen Biologie.

Von Dr. Carl Detto.

I.

Einleitung.

Die vorliegende Untersuchung soll einen kritischen Beitrag zu den Fragen der theoretischen Biologie liefern und steht in einem bewussten Gegensatze zu den metaphysischen und spekulativen Tendenzen dieser Disziplin. Der metaphysischen Richtung gehört unzweifelhaft Reinke an mit seinen „transmechanischen Kräften". Aber selbst ein so scharfsinniger Denker wie Driesch[1]) nähert sich entschieden dieser Richtung mit seinem „Entelechie"- und „Psychoid"-Begriffe als erklärenden und nicht nur das biologische Tatsachengebiet kennzeichnenden Begriffen. Als erklärende Begriffe sind die Dominanten[2]), Entelechie und Psychoid unbedingt metaphysischer Natur, während sie als rein empirisch-analytische Bestimmungen der Besonderheit des organischen Geschehens sicherlich nicht ohne Bedeutung sind. Denn niemandem wird es einfallen, die Probleme der Biologie mit solchen der Chemie oder Physik für identisch zu halten. Das wäre eine sehr bedauernswerte und schädliche Übertreibung der mechanischen Naturauffassung. Es ist ein besonderes, wissenschaftstheoretisches Verdienst von Driesch, die Unterschiede zwischen den biologischen und physikalisch-chemischen Erscheinungen durch eindringende Analysen formuliert zu haben. Man verfällt aber in den Fehler des dogmatischen Mechanismus, d. h. in Vorurteile, wenn man die Unterschiede selbst zu besonderen Wesenheiten stempelt. Es besteht eine sehr tiefgehende Differenz zwischen der erkenntnistheoretischen Abgrenzung und Besonderung der Probleme der naturwissenschaftlichen Disziplinen und der Frage nach der Erklärbarkeit dieser Probleme. Denn über die Mannigfaltigkeit und Eigenart der Probleme verschiedener Gebiete der Naturwissenschaft entscheidet allein die Erfahrung, und die Verschiedenheit der Probleme kann infolgedessen bis zur absoluten Unähnlichkeit gehen. Aber über den Begriff des naturwissenschaftlichen Erklärens entscheiden allein die Gesetze des Denkens; denn das konstruierende Denken kann gegenüber den Tatsachen der Physik oder Chemie kein anderes sein als gegenüber denen der Biologie. Sobald also überhaupt von erklärender Wissenschaft die Rede sein soll, können

1) Eine zusammenfassende Darstellung seiner Ansichten in: Driesch, Der Vitalismus als Geschichte und als Lehre. Leipzig 1905.

2) Vgl. mein Referat über Reinke, Philosophie der Botanik, in Flora 1905, Heft 3.

nur solche Begriffe Geltung haben, die für eine logische Konstruktion des Erkenntnisbestandes mit einem Sinne erfüllbar sind. Aus diesem Grunde kann auch für die Biologie nur die mechanische Konstruktion die Bedeutung einer erklärenden Methode haben. Jedoch sage ich damit allein etwas über die Bedingungen der Erklärung biologischer Phänome, nämlich dass es nur eine mechanische Erklärung geben kann, ich behaupte aber keinesfalls damit, dass der Charakter der Biologie als einer Wissenschaft an die Möglichkeit solcher Erklärungen gebunden sei.

Ideen, wie sie Mach und andere hervorragende Denker über die Methoden und Prinzipien der Naturwissenschaft ausgesprochen haben, fordern heute dazu auf, die Spekulation einmal auf sich beruhen zu lassen und erst die Tatsachen, Begriffe und Probleme in ein klares Verhältnis zueinander zu setzen, vor allem aber die überlieferten Probleme auf ihre Berechtigung zu untersuchen. Denn gerade in der Problemstellung drückt sich alles Wahre und aller Irrtum einer Denkrichtung in schärfster Form aus.

In diesem Sinne ist der vorliegende Versuch zu beurteilen.

Die „Keimchen“ und „Pangene“ der Vererbungshypothesen von Darwin und de Vries, die „Biophoren“ der Weismann'schen Lehre sind Gebilde, die wir als materielle Anlagen bezeichnen und denen in den genannten Hypothesen die Aufgabe zufällt, die Erscheinungen der individuellen Entwickelung und der Vererbung zu erklären.

Der Begriff der materiellen Anlage ist ein Begriff der erklärenden oder mechanischen Naturwissenschaft.

Wir wenden uns der Kritik dieses Begriffes und seiner Leistungsfähigkeit zu, indem wir die Möglichkeit einer erklärenden Naturwissenschaft dahingestellt sein lassen. Die Frage nach der Notwendigkeit, die ontologischen und Vererbungsprobleme im Sinne der mechanischen Naturwissenschaft zu erklären, soll hier nicht erörtert werden. Ich gehe aus diesem Grunde auch nicht auf die erkenntnistheoretisch-biologischen Untersuchungen anderer ein, da ich nur die Spezialfrage der Brauchbarkeit des Begriffes der materiellen Anlage zu untersuchen gedenke.

Der Begriff der materiellen Anlage ist weiterhin genauer zu bestimmen als ein Begriff, der aus der Anwendung des Präformationsprinzips entspringt. Dieses Prinzip dient der Absicht, das Werden einer wahrnehmbaren Mannigfaltigkeit aus einem der Wahrnehmbarkeit nach Einfachen zu erklären und besteht in der Substitution einer nicht wahrnehmbaren, also konstruierten Mannigfaltigkeit in das wahrnehmbar Einfache. Dabei ist der Grundsatz zu befolgen, die konstruierte Mannigfaltigkeit im Einklange mit allen in Betracht

kommenden Tatsachen so zu bestimmen, dass das zu erklärende Werden der sichtbaren Mannigfaltigkeit mit Notwendigkeit und widerspruchslos aus der substituierten folge. Durch die hypothetische, nicht wahrnehmbare Mannigfaltigkeit wird die wahrnehmbare also gesetzmäßig präformiert, — die nicht wahrnehmbare Mannigfaltigkeit besteht aus den „Anlagen" der wahrnehmbaren.

Dieses Prinzip des Präformismus ist keineswegs auf die Biologie beschränkt, sondern findet überall da seine Anwendung in der erklärenden Naturwissenschaft, wo es sich darum handelt, das Entstehen einer qualitativ zusammengesetzten Erscheinung aus einer qualitativ einfachen abzuleiten. Die Veranlassung dazu liegt in dem Umstande, dass es auf anderem Wege nicht möglich ist, die Entstehung oder Entwickelung eines qualitativ Mannigfaltigen aus einem qualitativ Einfachen zu erklären, d. h. als ein notwendig erfolgendes Geschehen nachzuweisen, worauf es der mechanischen Naturwissenschaft im Gegensatze zur phänomenologischen ankommt.

Der Präformismus wird in seiner Bedeutung als allgemeines Erklärungsprinzip der Naturwissenschaft im ersten Abschnitte behandelt werden.

Wenn in der Biologie materielle Anlagen zur Erklärung solcher Phänome formuliert werden, wo ein Einfaches (die Keimzelle) ein Mannigfaltiges (das Soma) hervorbringt, so handelt es sich um eine besondere Form des Präformismus, wie ihn die biologischen Korpuskularhypothesen (Darwin, Weismann, de Vries u. a.) entwickelt haben.

Gegenstand der Erklärung sind für den biologischen Präformismus die Erscheinungen der Ontogenese und der Vererbung. Diese Erscheinungen sucht der materielle Präformismus durch die Annahme materieller Anlagen für die sich entwickelnden und vererbenden Somaeigenschaften zu erklären. Die beiden Problemgruppen, die der Ontologie und die der Vererbungslehre, lassen sich in der folgenden Weise sehr einfach ableiten.

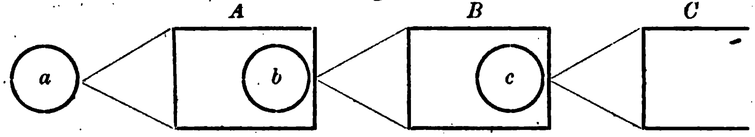
Eine Reihe direkt voneinander abstammender Individuen irgendeiner sich geschlechtlich oder ungeschlechtlich fortpflanzenden organischen Art nennen wir eine „genealogische Reihe", die einzelnen Individuen der Reihe die „Glieder" derselben. Jedes dieser Glieder entwickelt sich aus einer Keimzelle, die dem Soma des vorhergehenden, des relativen Vorgliedes entstammt. Nehmen wir an, es sei uns eine Keimzelle *a* gegeben (Fig. 1). Aus ihr sehen wir das Soma *A* eines Individuums sich entwickeln. Diese Tatsache des Hervorgehens eines Soma aus einer kleinen und gänzlich anders erscheinenden Keimzelle führt zu den ontologischen Problemen: wie kann die einfache und anders erscheinende Keimzelle das kom-

plizierte und mannigfaltige Soma erzeugen? Das Problem der Ontogenese betrifft also das Verhältnis von *a* zu *A*.

Wenn nun weiterhin beobachtet wird, dass das Soma *A* der Keimzelle *a* gleichende Gebilde enthält (b, b_1, b_2 u. s. w.), die ebenfalls imstande sind, neue Somata (B, B_1, B_2 u. s. w.) zu erzeugen, welche ihrerseits *A* gleichen, so entsteht die andere Frage: woher hat das (aus *A* entstammende) *b* die Fähigkeit, ein dem *A* gleichendes *B* zu erzeugen? Das ist das Problem der Vererbung, es betrifft das Verhältnis von *A* zu *b*.

Man wird aus dieser Ableitung den Unterschied zwischen ontologischem und Vererbungsproblem erkennen. Das Problem der Ontogenese geht auf die Möglichkeit der Entwickelung, das Vererbungsproblem dagegen auf die Möglichkeit der Wiederholung gleichartiger Entwickelungen und Bildungen vermittelst einer Keimzelle;

Fig. 1.



Schema einer genealogischen Reihe.

ersteres bezieht sich auf ein Individuum und seine Entstehung, letzteres auf die Ähnlichkeit mindestens zweier, von denen das eine der Nachkomme des anderen ist. Geht man von der Annahme materieller Anlagen in der Keimzelle aus, so liegt für die Ontologie das Interesse an der Beschaffenheit der Anlagen, durch welche das Soma erzeugt wird, — für die Vererbungs- oder Reproduktionslehre liegt es dagegen in der Frage nach der Herkunft der Anlagen in den Keimzellen der Nachkommen, ob sie etwa aus dem Soma der Eltern oder irgendwo andersher in die Keimzellen für die Nachkommen gelangt sind.

Das Vererbungsproblem ist gelöst, wenn der Nachweis erbracht wird, dass in den Keimzellen der Nachkommen dieselben Arten von Anlagen enthalten sein müssen, wie in der Keimzelle der Vorfahren. Damit ist die Gleichheit der Somata der aufeinanderfolgenden Glieder erklärt aus der Gleichheit der Anlagen in den Keimzellen der betreffenden Individuen. Damit ist gezeigt, warum die Nachkommen den Eltern dem Typus nach gleichen müssen; aber es ist deshalb noch keineswegs erwiesen, wie dieser Typus bei der Entwickelung zustande kommt. Denn das ontologische Problem ist erst gelöst, wenn der bestimmte Typus als ein notwendiger Effekt der Beschaffenheit und Wirkungsweise der Anlagen dargetan worden ist.

Die Ontogenese ist also nur insofern ein Problem der Vererbungslehre als jede Individualentwickelung dem Rhythmus einer

genealogischen Reihe angehört; aber es besteht keineswegs eine Identität der Fragestellung, wie manche anzunehmen scheinen. Andererseits ist die Fragestellung der Vererbungslehre abhängig von der Definition, welche die Ontologie von den „Anlagen" sich zu geben genötigt sieht. Denn die auf materielle Präformation basierte Vererbungslehre bestimmt nicht die Art der für die Erklärung der Ontogenese zu fordernden Anlagen, sondern setzt sie voraus und versucht sodann zu zeigen, dass die Keimzelle für den Nachkommen, dessen Entwickelung gleich der des Vorfahren verläuft und deshalb durch dieselben Anlagenarten bestimmt sein muss wie die Entwickelung des Vorfahren, dieselben Anlagenarten der Theorie nach auch wirklich erhalten kann. Die möglichen Wege der Herkunft der Anlagen sind zu bestimmen, — das ist die charakteristische Aufgabe der Vererbungslehre, die sich wiederum gliedert in die Frage nach der Vererbung des Typus und nach der Vererbung solcher Merkmale, die während der Entwickelung des Soma erst erworben wurden.

Mit diesen Erörterungen ist dargelegt, welchem Erklärungsprinzip der Begriff der materiellen Anlage sein Dasein verdankt und was er für die Probleme der erklärenden Ontologie und Vererbungslehre zu leisten hat. In welcher Weise der Begriff der materiellen Anlage sich gemäß dem Präformationsprinzip aus dem Problem der Ontogenese herleitet, wie er zu formulieren ist und was er in dieser Formulierung für die Erklärung der Probleme der Ontologie tatsächlich leisten kann, das festzustellen ist die Aufgabe der folgenden Abschnitte.

Wir beginnen mit der Untersuchung des Präformationsprinzips in der Naturwissenschaft im allgemeinen und seiner besonderen Formulierung in den biologischen Korpuskularhypothesen.

Es hat sodann die Ableitung des Begriffs der materiellen Anlage aus den ontologischen Grundproblemen zu erfolgen, worauf zu prüfen ist, was der so gewonnene Anlagenbegriff zur Erklärung der Ontogenese beiträgt. Auch das Ergebnis dieser Prüfung unterliegt gleichzeitig der Präformismus selbst einer Kritik seiner Bedeutung innerhalb der Biologie.

II.

Das Präformationsprinzip als Grundsatz der erklärenden Naturwissenschaft.

1. Der Sinn des Prinzips und seine Anwendung in Chemie und Physik.

Das Prinzip der Präformation besteht in dem Satze, dass das Werden einer Mannigfaltigkeit qualitativ verschiedener Erschei-

nungen aus einer qualitativ einfachen als ein notwendiges Geschehen nur verstanden und abgeleitet werden kann durch die Annahme einer entsprechenden präexistierenden Mannigfaltigkeit in dem nur scheinbar Einfachen.

Dieses Prinzip ist eine besondere Form des Satzes vom zureichenden Grunde. In dem Begriffe eines Dinges, etwa einer Keimzelle oder des Zinnobers, liegt niemals ein Grund dafür, dass unter bestimmten Bedingungen aus diesen Dingen etwas Bestimmtes werden muss, ein Soma oder Schwefel und Quecksilber. An sich ist ein solches Werden eine eben nur geschehende Tatsache, deren Notwendigkeit aus den wahrnehmbaren Eigenschaften der Anfangsstadien auf keine Weise abzuleiten ist.

Aber die mechanische Naturwissenschaft sucht nicht nur Zufälligkeiten zu beschreiben, sondern die Vorgänge der Natur als notwendig in bestimmter Art erfolgende Geschehnisse zu begreifen, gemäß dem Satze vom zureichenden Grunde des Werdens.

Wenn die Notwendigkeit eines Geschehens sinnfällig wäre, wäre die bloße Beschreibung gleichzeitig eine Erklärung, eine Ableitung aus Gründen oder notwendigen Wirkungsweisen[1]). Wo dies aber nicht der Fall ist — und es ist nicht einmal bei den Tatsachen der Mechanik der Fall — müssen die zureichenden Gründe erschlossen werden, sofern eben die Absicht besteht, die Erscheinungen zu erklären.

Ein solches Erschließen der Gründe eines Geschehens ist eine Konstruktion derselben aus den zu erklärenden Tatsachen. Sie darf deshalb nicht in Widerspruch mit diesen, ihrem empirischen Fundament stehen.

Wenn wir wahrnehmen, wie ein kompliziertes Gebilde mit besonderen, „neuen" Eigenschaften aus einem einfachen mit anderen Eigenschaften „sich entwickelt", so werden wir dem vorher Gesagten gemäß diese Entwickelung nur dann erklärt haben, wenn wir für jede erst entstehende Eigenschaft die Notwendigkeit ihres Werdens, den zureichenden Grund (die Ursache) derselben aufzeigen konnten.

Jeder Eigenschaft eines werdenden Gebildes muss also ein zureichender Grund ihres Werdens, aus dem sie mit Notwendigkeit folgt, nachgewiesen werden.

Das ist die allgemeine Forderung der erklärenden Naturwissenschaft in ihrer Anwendung auf das Werden eines qualitativ Zusammengesetzten aus einem der Wahrnehmung nach qualitativ Einfachen, in ihrer Anwendung als Präformationsprinzip.

Überall, wo ein solches Werden, wie es soeben gekennzeichnet

---

1) So liegt es vielleicht in der theoretischen Mechanik, so dass dort mit Recht von einer Identität der Begriffe „Beschreiben" und „Erklären" gesprochen werden könnte.

wurde, statthat, tritt auch im Rahmen der erklärenden Naturwissenschaft das Präformationsprinzip in Kraft. Beispiele aus der Chemie und Physik werden das kurz darlegen.

In der Chemie tritt das Prinzip und seine Bedeutung für die Erklärung der Erscheinungen besonders klar zutage.

Wenn eine aus weißem Sande und Eisenfeilpulver bestehende graue Masse (Qualität A) in weißen Sand (Qualität B) und schwarze Eisenfeile (Qualität C) trennbar ist, so wird das jedermann für selbstverständlich halten, wenn er weiß, dass A ein Kompositum aus B und C ist; würde er das aber nicht, so wäre dieser Nachweis eine Erklärung für ihn, wie aus der Qualität A zwei andere, B und C entstehen können. Wir betrachten nun eine andere Masse, etwa Zinnober (Qualität a). Auf keine Weise werden wir entdecken können, dass dieser Stoff ein Gemisch ist und doch zerfällt er unter bestimmten Bedingungen (chemische Analyse) in Quecksilber (Qualität b) und Schwefel (c), die weder unter sich noch mit a die geringste Ähnlichkeit zeigen[1]).

Wir stellen angesichts dieser Tatsache die Frage: wie können die Qualitäten b und c aus der heterogenen Qualität a hervorgehen? — Auf diese Frage gibt es zwei Antworten. Erstens: die Frage ist unberechtigt, denn es ist nur die Aufgabe der Naturwissenschaft, die Beziehungen und Abhängigkeitsverhältnisse der Erscheinungen festzustellen und nach Maß und Zahl zu formulieren, es genügt uns zu wissen, dass b und c aus a (Analyse) und a aus b und c (Synthese) nach festen Gesetzen hervorgeht oder besser, dass diese Erscheinungen nach bestimmten Gesetzen aufeinander folgen (phänomenologische Naturwissenschaft). Zweitens: die andere Antwort gibt der Chemiker, wenn er sagt, Zinnober sei eine Verbindung (ein Kompositum) aus Quecksilber und Schwefel, die realiter im Zinnober enthalten seien, aber so miteinander verbunden (Molekül), dass die Form ihrer Verknüpfung eine Verbindung von besonderer Qualität erzeuge. D. h. also, der Chemiker erklärt die Entstehung zweier Qualitäten aus einer dadurch, dass er die letztere als eine Verbindung aus den beiden anderen deutet. Aus der durch die Synthese des Zinnobers ($b + c = a$) bedingten Prämisse, dass Zinnober ein chemisches Kompositum aus b und c sei, folgt mit Notwendigkeit seine (theoretische) Zerlegbarkeit in Quecksilber und Schwefel, die in der Tat auch empirisch stattfinden kann (mechanische Naturwissenschaft).

---

1) Da es sich augenblicklich um Erfahrungstatsachen und nicht um Hypothesen handelt, wird wohl niemand einwenden, dass Zinnober letzten Endes doch ein Kompositum sei; denn das ist eben eine Hypothese; die Erfahrung, auf die es hier ankommt, lehrt nur, dass zwei Qualitäten (resp. Qualitätenkomplexe), Quecksilber und Schwefel, unter bestimmten Bedingungen eine neue Qualität, Zinnober, ergeben. Alles andere ist nicht Erfahrung, sondern Deutung derselben.

In der Physik lässt sich dasselbe bei der Entstehung der Spektralfarben aus dem weißen Lichte zeigen.

Wenn ein Bündel weißen Lichtes (a) ein Prisma durchsetzt, löst es sich beim Austritte aus dem Glase auf in ein sich verbreiterndes Büschel farbiger Bündel (Spektralfarben); die Qualität a verändert sich in die Qualitäten b, c, d u. s. w. Wie erklärt die mechanische Physik diese empirische Epigenese der Lichtqualitäten? Sie substituiert zunächst jede Qualität durch eine besondere, unveränderliche Quantität, eine Schwingungsart und nimmt an, dass das weiße Licht (a) eine Mischung aus b, c, d u. s. w. sei. D. h., sie folgt dem Satze, dass die Genese einer Mehrzahl von Qualitäten aus einer einzigen nicht anders erklärt werden könne als durch die Annahme, die der Erfahrung nach sich erst bildenden Qualitäten seien bereits in der ursprünglichen Qualität enthalten. Da nun nicht die Qualität (Farbe) selbst, sondern der ihr substituierte mechanische Zustand, die spezifische Schwingungsform, als das eigentlich Reale angenommen wird, so sind natürlich die Qualitäten b, c, d u. s. w. (Spektralfarben) nicht als solche, sondern in der Form der ihnen substituierten Schwingungszustände enthalten.

Die Physik erklärt also die empirische Epigenesis der Spektralfarben aus dem weißen Lichte durch die Hypothese einer realen Präformation derselben. Da aber Licht und Farben objektiv als Schwingungszustände betrachtet werden, so sind die Farben nicht als solche, als Qualitäten, im weißen Lichte enthalten, nicht identisch in ihm repräsentiert, sondern als Schwingungszustände, in der Weise, dass jeder Qualität ein besonderer Schwingungszustand entspricht. Nun sind die Farben, die Qualitäten, das in der Erfahrung Gegebene, die Schwingungen aber Ergebnis einer hypothetischen Substitution; wir können darum das Verfahren der mechanischen Physik, welches zur Erklärung der empirischen Epigenese der Qualitäten eingeschlagen wird, als heteronome Präformation (Prädisposition) bezeichnen. Den Gegensatz bildet die identische Präformation, der zur Folge die Spektralfarben selbst, d. h. als Qualitäten, in dem weißen Lichte enthalten sein würden. Das Wesentliche liegt jedoch darin, dass die Ausgangsqualität im Gegensatze zur Erfahrung nicht als einfach, sondern als zusammengesetzt und zwar in der Weise komplex gedacht wird, dass jeder Folgequalität ein besonderes korrespondierendes Moment innerhalb der ersteren in irgendeiner Weise zugeordnet wird. Das Weiß ist ein Mischeffekt, darin liegt der zureichende Grund für die Möglichkeit der Zerlegung in ein qualitativ Mannigfaltiges.

Der Chemiker erklärt dasselbe Problem durch identische Präformation; zwei unter sich verschiedene Stoffe (Qualitätenkomplexe) können aus einem dritten nur dadurch hervorgehen, dass sie in ihm als solche bereits enthalten waren; und wenn auch die

Umwandlung eines elementaren Stoffes in einen anderen denkbar wäre, so könnte die Entstehung von zwei oder mehr neuen nur gedacht werden unter Annahme einer scheinbaren Einfachheit des ursprünglichen Stoffes.

Das Verfahren der erklärenden Physik und Chemie entspricht also dem Satze, dass eine Mannigfaltigkeit von Qualitäten aus einem qualitativ Einfachen nicht entstehen kann, ohne dass sie bereits in ihm enthalten gewesen wäre. Die Ableitung einer Mannigfaltigkeit von Qualitäten aus einer einfachen Qualität ist, wenn sie gemäß dem Prinzip vom zureichenden Grunde erfolgen, d. h. als notwendig erscheinen soll, nur möglich unter der Annahme, dass jede der entstehenden Qualitäten eine Ursache ihres Entstehens gehabt haben müsse, dass also die Ausgangsqualität oder das ihr zu Substituierende ebenfalls, und zwar ein numerisch mindestens gleich Zusammengesetztes gewesen war.

Für die mechanische Naturauffassung gilt demnach ganz allgemein der Satz, dass die Entstehung einer qualitativen Mannigfaltigkeit aus einem qualitativ Einfachen nur durch Präformation erklärt werden kann.

Wer also die Erklärung eines solchen Phänomens fordert[1]), muss diesen Satz von der Notwendigkeit des qualitativen Präformismus anerkennen.

Ein Präformismus der Gestalt hat als Erklärungsmittel innerhalb der Physik und Chemie keine Bedeutung, da diese Wissenschaften keine Gestaltungsepigenesen kennen, welche, wie die Ontogenesen, durch Teilungen eines einfachen Ausgangsgebildes zum Aufbaue eines der Gestalt nach völlig heterogenen Endgebildes führen. Wir besprechen deshalb den Formpräformismus erst im Zusammenhange mit dem biologischen Präformismus.

2. Der biologische Präformismus.

Die vorliegende Untersuchung beschränkt sich auf eine Analyse und Kritik des Begriffes der materiellen Anlagen, wie er von den ontologischen Korpuskularhypothesen aufgestellt wird. Bekanntlich gibt es aber eine ganze Reihe von Hypothesen der Ontogenese, welche von solchen materiellen Anlagen ganz absehen und eine rein dynamische Erklärung dieser Erscheinung versuchen. Nicht ein System materieller Einheiten bedingt nach ihnen die Entwickelung der Keimzelle zu einem typisch bestimmten Soma, sondern ein System gestaltender und ordnender Wirkungsweisen, deren Qualität verschieden bestimmt wird und wonach diese dynamischen Hypothesen in psycho- und physiodynamische geschieden werden

1) Also den Nachweis seiner Notwendigkeit.

können. Denn entweder wird jenes System gestaltender, differenzierender und ordnender Kräfte nach Analogie psychischer Erscheinungen gefasst, so von der Mehrzahl der „Vitalisten", oder es kann ein System rein physikalischer Kräfte angenommen werden, wie es z. B. in der Perigenesishypothese Haeckel's geschieht.

Eine Übersicht über diese verschiedenen Deutungen des Prozesses, durch den die Somaentwickelung determiniert, zu einem typischen Resultat geleitet wird, gibt die nachstehende Tabelle.

Übersicht der ontologischen Hypothesen.

I. Psychodynamische Hypothesen.
  1. „Nisus formativus",
  2. „Dominanten" als transmechanische Kräfte (Reinke),
  3. „Entelechie" als ordnendes Prinzip (Driesch)[1]).

II. Physiodynamische Hypothesen.
  1. „Perigenesis" der Plastidule (Haeckel),
  2. „Affinitäten" der Biophoren (Weismann).

III. Substanzhypothesen.
  1. Organbildende Stoffe (Sachs),
  2. Spencer's „Einheiten",
  3. Korpuskularhypothesen (Darwin, de Vries, Weismann, Nägeli, O. Hertwig u. a.),
  4. Enzymhypothese (Driesch, 1894)[2]).

Auf die psychodynamischen Erklärungen der Ontogenese wollen wir nicht eingehen. Sie sind charakterisiert durch die Dominanten Reinke's, welche mit den „psychischen Kräften" zusammen nach der Ansicht dieses Forschers die Gruppe der „transmechanischen Kräfte" ausmachen, und sehr gut durch einen Satz des Botanikers Joh. Hanstein, eines Anhängers der „idealistischen" Richtung der Pflanzenmorphologie, durch welchen Sachs in seiner Abhandlung über organbildende Stoffe diese sogen. Braun'sche Morphologenschule treffend kennzeichnet. Es heisst bei jenem Autor, dass „das Bild des ganzen Organismus, welcher erst in der Zukunft materiell fertig gestellt wird, schon vor und bei Anlage der Teile in der Gegenwart virtuell als Bewegungsursache wirkt, gleichwie der Riss, nach welchem der Bauarbeiter seine Werkstücke einsetzt" (Sachs 1893, p. 1160). Wir können grundsätzlich „transmechanische Kräfte" in der Biologie nicht anerkennen, weil sie sämtlich auf nichts anderes als derartige inhaltslose psychologische Analogien hinauslaufen müssen.

---

1) Soweit „Entelechie" nicht nur ein analytischer Begriff ist.
2) Vom Verfasser mit Recht wieder aufgegeben.

Hierher gehört auch der „Entelechie“-Begriff von Driesch, sofern die Entelechie nicht nur ein die Entwickelungstatsachen bloß kennzeichnender (analytischer) Begriff, sondern ein erklärendes Prinzip sein soll. Physiodynamisch nenne ich jene Erklärungen, welche den Begriff „Kraft“ im Sinne der Physik fassen. Eine solche Erklärung gibt z. B. Weismann, wenn er die adäquate Lagerung und Auseinanderlegung seiner Biophoren und Determinanten auf „Anziehungskräfte“ zurückführt, durch welche bewirkt wird, dass eine jede Anlage im Ablaufe der Ontogenese den ihr zukommenden Platz erhält.

Eine physiodynamische Hypothese ist ferner die Haeckel'sche Perigenesishypothese. Sie ist meines Wissens die einzige, welche die Entwickelung auf Bewegungserscheinungen gründet, also wie die atomistische Physik und Chemie die Qualitäten nach dem Prinzip der Quantität durch Größenunterschiede von Schwingungen substituiert.

Die Substanzhypothesen dagegen legen besondere, qualitativ spezifische[1]) Substanzen zugrunde, um aus deren Tätigkeiten die sichtbaren Vorgänge der Somagestaltung und Differenzierung herzuleiten.

In der Hypothese von Sachs sind es in dem sich entwickelnden Soma selbst auf dem Wege des Stoffwechsels entstehende wurzel-, spross- und blütenbildende Stoffe, welche die Art der Gestaltung bestimmen (ihre Zurückweisung bei Driesch, 1899 u. 1901).

Die Korpuskularhypothesen verfahren dagegen anders. Sie nehmen qualitativ besondere Teilchen, für sich bestehende Einheiten oder Anlagen an, durch deren „Entfaltung“ bei der Ontogenese das typische Resultat erzielt wird.

Auf die Untersuchung solcher in der Keimzelle präexistierenden materiellen Anlagen beschränken wir uns, indem wir nur auf diesen Begriff der „materiellen Präformation“ eingehen.

Die alte Evolutions- oder Einschachtelungslehre wurde nicht aus logischen, sondern aus empirischen Gründen fallen gelassen; weil die mikroskopische Untersuchung lehrte, dass die Keimzelle ein organographisch, histologisch und physiologisch undifferenziertes Gebilde sei. Die Entwickelung des Soma aus der Eizelle erwies sich als ein Nacheinander von differenten Formstadien, Differenzierungen und Funktionsausbildungen, als eine Folge von formalen und qualitativen Neubildungen, als eine „Epigenese“.

An dieser empirischen Epigenese zweifeln auch die modernen

---

1) Spencer's gleichartige „Einheiten“ sind, wenn sie materielle Teilchen sein sollen, wie Weismann und de Vries zeigten, eben wegen ihrer Gleichartigkeit unbrauchbar für eine Erklärung der Ontogenese, wie schon aus unserem Satze folgt, dass jeder besonderen Somaqualität eine besondere Anlage zugeordnet sein müsse.

Präformisten nicht, denn sie sind nicht Evolutionisten, die eine Form- oder Organpräformation annähmen, sondern sie suchen die empirische Epigenese zu erklären aus der Präformation solcher Einheiten, welche die Epigenese bewirken. Insofern diese Einheiten als materielle Anlagen gedacht werden, und nicht etwa als virtuelle Bestimmungspunkte, handelt es sich um materielle Präformation, wie sie von den Korpuskularhypothesen angenommen wird.

Man muss sich also gegenwärtig halten, dass es sich im ontologischen Präformismus um ein Erklärungsprinzip handelt, dessen Erörterung nur dann einen Sinn haben kann, wenn man die ontologischen Probleme als zu erklärende Probleme anerkennt und nicht etwa als letzte und naturwissenschaftlich nicht weiter zerlegbare Grundtatsachen auffasst.

Eine ontologische Präformation durch materielle Anlagen ist in verschiedenem Sinne denkbar:

1. als Formpräformation im Sinne des alten Evolutionismus; die Organe werden als tatsächlich präformiert gedacht: Identische Organpräformation;

2. als Formpräformation im Sinne von Delage[1]). Die histologischen Strukturelemente (Muskelfibrillen etc.) sollen als solche in der Keimzelle präexistieren: Identische Strukturpräformation;

3. als Formpräformation im Sinne von de Vries. Es werden materielle Anlagen in der Keimzelle angenommen, welche zwar Formmerkmale des Soma determinieren, aber keineswegs selbst diese Form haben: Heteronome Formpräformation (Formprädisposition);

4. als qualitative Präformation der differenten Somaelemente. Jedem histologischen Sonderprodukt (Muskelfibrillen, Knochensubstanz, Sekrete etc.) entspricht ein spezialisierter Protoplast. Die Qualität dieses „Eigenschaftsträgers“ ist präformiert, existiert als Besonderheit in der Keimzelle, das histologische Merkmal des Somaelementes ist in der Keimzelle indirekt vertreten durch seinen Erzeuger oder Träger (de Vries, Weismann): Heteronome Strukturpräformation (Strukturdisposition).

Es sei gleich hier hervorgehoben, dass Weismann ein Vertreter des rein qualitativen Präformismus ist. Seine Hypothese setzt zwar materielle Anlagen („Biophoren“) voraus, aber diese sind nur Anlagen der physiologischen Differenzen des Soma, Anlagen derjenigen besonders qualifizierten Somaelemente (Protoplasten), welche später die wahrnehmbaren histologischen Differenzen durch ihre Lebenstätigkeit erzeugen. Die Anordnung der Somaelemente zu bestimmten Formteilen (Figur des Blattrandes etwa) und die Gestaltung des Soma überhaupt wird von Weismann nicht durch

1) Nach Weismann, Vorträge 1902, I, p. 439.

Anlagen, sondern durch die Beziehungen der Anlagen zueinander („Affinitäten“ der Anlagen, „Keimplasmaarchitektur“) und durch „Normierung der Vermehrungskraft“ der betreffenden Zellen (1902, I, p. 433) erklärt. Das ist ein wesentlicher, von den Gegnern des Weismann'schen Präformismus oft nicht genügend beachteter Unterschied desselben einerseits gegen die Organpräformation der Evolutionisten, andererseits gegen die identische Strukturpräformation von Delage und die Formprädisposition von de Vries. Der letztgenannte Forscher ist bezüglich des Differenzierungsproblems qualitativer Präformist wie Weismann, aber er nimmt auch Anlagen („Pangene“) an für Formbesonderheiten, die von Weismann (1892, p. 23) zurückgewiesenen „Langstengel“- und „Sägepangene“.

Es genügt zunächst, den Unterschied zwischen qualitativen und Formpräformismus angedeutet zu haben. Die Untersuchung des Begriffs der materiellen Anlage wird entscheiden, welche Bedeutung jedem von beiden für die mechanistische Erklärung der ontologischen Grundprobleme zukommt.

Sehr klar hebt O. Hertwig die Gründe hervor, welche heute gegen eine morphologische und physiologische Evolution der Formen sprechen. Er sagt in seiner Abhandlung „Präformation oder Epigenese?“: „Was uns jetzt an der Lehre von den eingewickelten Keimen so anstößig erscheint, liegt weniger auf dem Gebiete der reinen Vernunft als auf dem Gebiete der veränderten naturwissenschaftlichen Erfahrung und der durch sie reformierten Ideenwelt. Für die Vernunft an sich gibt es keine Grenze im Kleinen wie im Großen, wie denn auch die Mathematik diese Grenzen nicht kennt. So lange wir aber für das Kleine im besonderen Falle keine aus der Erfahrung genommene Grenze setzen können, stößt auch die Lehre von den eingewickelten Keimen rein logisch auf keine Schwierigkeiten. Der Naturwissenschaft des vorigen Jahrhunderts fehlte aber noch jeder aus der Erfahrung genommene Maßstab. Was ihr als eine einfache organische Substanz erschien, können wir jetzt in Millionen von Zellen und diese wieder in viele chemische Stoffe zerlegen. — Indem auf Grund dieses Erfahrungsschatzes das Maß des Kleinen sich nicht mehr willkürlich bestimmen lässt, wird erst die Einschachtelungstheorie ad absurdum geführt“ (p. 3).

Weismann hat die Notwendigkeit der Präformationshypothese auf die Tatsache des Vorkommens unabhängig variabler Erbmerkmale gegründet. „Nicht darin, heisst es bei Besprechung eines Beispieles (1892, p. 74), dass überhaupt eine Vererbung bis in solche kleinste Einzelheiten hinein möglich ist, liegt der logische Zwang für uns, für jede solche Einzelheit ein besonderes Element im Keimplasma anzunehmen, sondern darin, dass diese einzelne Stelle des Körpers für sich allein erblich abändern kann.“ Ferner auf Grund

desselben Beispieles: „Dies heisst aber nichts anderes, als dass der betreffende, selbständig vom Keim aus veränderliche Charakter auch durch ein besonderes Element im Keimplasma vertreten ist. Aus der Vererbbarkeit allein hätten wir das nicht erschließen können; es wäre denkbar, dass hundert verschiedene Charaktere von einem einzigen Element des Keimplasmas aus bestimmt würden“ (1892, p. 74—75).

Dass unser oben benutztes Beispiel vom Zinnober und seiner Umwandlung in zwei neue Qualitäten, Quecksilber und Schwefel, durch Epigenese nicht „erklärt“ werden kann, liegt auf der Hand. Auf keine Weise lässt es sich aus dem empirischen Wesen des Zinnobers ableiten, dass unter bestimmten Bedingungen die beiden anderen Stoffe daraus entstehen müssten und alle in Betracht kommenden Bedingungen der chemischen Analyse fügen nichts hinzu, was eine solche Ableitung ermöglichte. Ohne die Substitution der Qualität a durch b + c (vgl. oben) lässt sich keine Erklärung der Erscheinung geben, lässt sie sich nicht als notwendiges Ergebnis ableiten. Die Bedingungen einer Erklärbarkeit dieser Epigenesis chemischer Qualitäten stimmen vollständig überein mit denen für die Epigenesis der ontogenetischen Differenzierung der Somaqualitäten.

Eine Bestätigung dafür finden wir selbst in der rein dynamischen Perigenesishypothese Haeckel's. Entsprechend den Prinzipien der mechanischen Naturauffassung, alle Qualitäten durch Quantitäten zum Ausdrucke zu bringen, substituiert dieser Forscher, wie es die mechanische Physik mit den Wärmezuständen und den Spektralfarben tut, die Qualitäten der Organismen durch spezifische Schwingungszustände der organischen Elementarteilchen (Plastidule), derart, dass jeder Qualität ein besonderer Schwingungsmodus der Plastidule entspricht. Diese charakteristischen Schwingungen behalten die Plastidule auch in der Keimzelle und vermitteln auf diese Weise die Übertragung der Somaeigenschaften auf die Nachkommen. Die Somaqualitäten sind also insofern präformiert, als der sie darstellende spezifische Schwingungszustand in seiner Besonderheit auch in der Keimzelle existiert; es sind soviele Bewegungsmodi in der letzteren vorhanden als Qualitäten im Soma.

Der Grund für die Annahme präexistierender Anlagen für die differenten Qualitäten des Soma liegt also tiefer, als es nach der rein biologischen Beweisführung Weismann's scheint. Der Grund dafür liegt unmittelbar in dem Wesen der erklärenden Naturwissenschaft überhaupt, wie wir im ersten Teile dieses Kapitels (II) zeigten. Das Präformationsprinzip muss notwendigerweise angewendet werden, wenn die Entwickelung erklärt werden soll. Dieses Prinzip aber fordert für jede besondere erscheinende Eigenschaft eine besondere Anlage, mag diese Eigenschaft (Somamerkmal) variabel sein oder

nicht. Mindestens also muss jede unterscheidbare qualitative Besonderheit durch eine Anlage präformiert sein, sonst könnte sie eben nicht aus der Keimzelle entstehen. (Fortsetzung folgt.)

Archiv für Hydrobiologie und Planktonkunde.

(Neue Folge d. Forschungsberichte aus d. biolog. Station z. Plön.) Herausgeg. von Dr. Otto Zacharias. Bd. II, Heft 1. Stuttgart, Schweizerbartsche Verlagshandlung, 1906.

Mit Juli 1906 hat das Archiv seinen zweiten Jahrgang angetreten, in gleicher Gestalt wie die an dieser Stelle jeweils besprochenen Hefte des ersten Bandes. Es sollen auch diesem neuen Hefte wieder ein paar Worte der Anerkennung gewidmet sein, der Anerkennung für den Eifer des Herausgebers, mit dem er sich bemüht, dem Archiv Mitarbeiter in allen Gauen zu gewinnen. Eine kurze Inhaltsangabe beweist das aufs neue: F. Zschokke, Basel: „Übersicht über die Tiefenfauna des Vierwaldstättersees;“ O. Körner, Rostock: „Können die Fische hören?“ besprochen von W. Koellreuther, Rostock; A. L. Siltala, Helsingfors: „Über den Laich der Trichopteren;“ O. Zacharias: „Zur Frage des biologischen Schulunterrichtes.“ Aus den Miscellanea heben wir speziell hervor den „Bericht der schweizerischen limnologischen Kommission für das Jahr 1904/05“, der in extenso abgedruckt ist. Es wird uns also wiederum eine schöne Reihe gediegener Arbeiten geboten, die bei den Hydrobiologen gewiss Interesse erwecken werden. -- Aber bei aller Anerkennung der Bemühungen des Herausgebers und den Leistungen der Mitarbeiter, einige allgemeine kritische Bemerkungen und Wünsche müssen wir doch einmal anbringen. Gewiss hat das Archiv seine Existenzberechtigung, gewiss leistet es manchem große Dienste, und vor allem birgt es große Entwickelungsmöglichkeiten in sich; aber zu alledem ist eine größere Beteiligung der Fachmänner weit und breit nötig. Nur wenn sich diese erreichen lässt, kann sich das Archiv zu dem ausgestalten, was es sein sollte, zu einem Zentralorgan der gesamten Hydrobiologie und Planktonkunde. Vorläufig ist es das noch nicht, zum mindesten nicht mehr, als es die ehemaligen „Forschungsberichte“ waren. Die Ursachen dieser Erscheinung? Die Frage ist schwer vollständig zu beantworten; aber einiges dürfte sich daraus erklären, dass das Archiv nicht, sagen wir prompt ist in der Berichterstattung. Wenn wir die neueste Nummer durchblättern, so fehlt gerade das, nach dem wir zuerst ausschauen, eine Zusammenstellung der seit der letzten Nummer erschienenen neuen Arbeiten aus dem Fachgebiete, sei es auch nur mit Angabe der Titel (ein „Zentralorgan“ soll mich auf dem Laufenden erhalten!), noch besser freilich mit kurzen Inhaltsangaben. Im letzten Jahrgang der „Forschungsberichte“ wurde der Anfang gemacht mit einer „fortlaufenden“ Bibliographie, wo aber bleibt die versprochene Fortsetzung? Also möglichst vollständige Angabe der „neuen Literatur“ und kurze Referate über alle wichtigeren Arbeiten, als jeweiliger zweiter Teil jeder Nummer angeschlossen, würde gewiss den Leserkreis ver-

größern und damit auch mehr ständige Mitarbeiter sichern. — Dann würde auch Platz gewonnen im ersten Teil für Originalarbeiten, größere und kleinere. Gewiss sind die drei ersten Arbeiten des vorliegenden Heftes interessant und gediegen; aber im Grunde sind es, wie sie sich übrigens selbst bezeichnen, doch nur Referate über anderswo erschienene größere Arbeiten anderer oder derselben Autoren. Auch der Aufsatz des Herausgebers: „Zur Frage des biologischen Schulunterrichts“ ist ja recht interessant und unterhaltend; aber man gestatte mir die Frage: Gehört dieser Aufsatz in ein „Archiv für Hydrobiologie und Planktonkunde“? Er würde gewiss einer Zeitschrift für Lehrer der Naturgeschichte gut anstehen; dort könnte er eine anregende Diskussion heraufbeschwören; wir „Planktontologen unter uns“ werden wenig Lust zur Polemik über diese Frage haben; es würde weitaus genügen, wenn wir von Zeit zu Zeit ganz kurz auf dem Laufenden erhalten würden darüber, wie es in Sachen steht.

Der Herr Herausgeber wird, wir sind sicher, die vorstehende Kritik uns nicht übel nehmen; wir haben eben von der Leber weg gesprochen, in der Hoffnung, dem Archiv einen Dienst zu leisten. Freilich ist unsere Meinung auch nur eine persönliche Ansicht, vielleicht werden wir eines besseren belehrt; aber vorläufig müssen wir an den zwei Forderungen, mehr Originalarbeiten und promptere Berichterstattung, festhalten. Soviel des Interessanten und Gediegenen das Archiv in seiner jetzigen Form auch bietet, so sehr wir es immer empfohlen haben und empfehlen werden, unser Wunsch geht nach mehr, nach einem wirklichen Zentralorgan für Hydrobiologie und Planktonkunde. Wir sind sicher, dass Zacharias mit seinem unermüdlichen Arbeitseifer und seiner Energie uns diesen Wunsch mit der Zeit erfüllen wird. Und damit sei aufs Neue die Plöner Zeitschrift den Fachmännern zur Mitarbeit und zum Abonnement empfohlen.

St. Gallen, September 1906. **Prof. Dr. P. Vogler.**

Druckfehlerberichtigung.

Aus Bd. XXVI Nr. 24 vom 1. Dezember 1906 ist folgendes zu berichtigen:

S. 882	Z. 18	v. oben	soll es heißen:	in mehrere Komponenten aufgelöst haben und diese statt in mehrere Komponenten aufgelöst und diese haben.
„ 884	„ 8	„ unten	„ „ „	Monolepsis statt Monolapsis.
„ 885	„ 13	„ oben	„ „ „	von statt vou.
„ 886	„ 21	„ unten	„ „ „	Darbishire statt Darbeshire.
„ 886	„ 6	„ „	„ „ „	Anteil statt Antheren.
„ 887	„ 10	„ oben	„ „ „	*cereale* statt *cercale*.
„ 887	„ 11	„ „	„ „ „	der Gerste, folgen dem statt der Gerste, Weizen × *Aegilops* (und reziprok) folgen dem.
„ 887	„ 16	„ unten	„ „ „	*Hordeeae* statt *Hordecae*.
„ 887	„ 6	„ „	„ „ „	Linienprinzipes statt Linsenprinzipes.
„ 887	„ 4	„ „	„ „ „	Linien statt Linsen.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der kgl. bayer. Hof- u. Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

// Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik — Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

XXVII. Bd. 1. Februar 1907. № 4.

Über die Lichtperzeption der Laubblätter.

Von Hans Kniep.

Mit 28 Textfiguren.

Nachdem das heliotropische Verhalten der Laubblätter durch die Untersuchungen von Frank[1]) und später von Wiesner[2]) näher bekannt geworden war, lag es nahe, zu fragen, ob die der transversalheliotropischen Reaktion zugrunde liegenden Perzeptionsvorgänge in bestimmten Teilen des Blattes lokalisiert sind, oder ob alle Teile in gleichem Maße die Fähigkeit besitzen, den Lichtreiz zu perzipieren. Bekanntlich hat als erster Ch. Darwin[3]) diese Frage experimentell in Angriff genommen. Seine an *Tropaeolum maius* und *Ranunculus Ficaria* angestellten Untersuchungen, die später von Rothert[4]) mit gleichem Erfolge wiederholt wurden, führten zu dem Ergebnis, dass die Qualität und Intensität der Reaktion durch die Verdunkelung der Lamina nicht beeinflusst wird. Später hat dann Voechting[5]) diese Frage eingehend behandelt und für

1) A. B. Frank. Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzenteilen u. s. w. Leipzig 1870.

2) J. Wiesner. Die heliotropischen Erscheinungen, II. Denkschr. d. math.-naturw. Kl. d. Akad. d. Wiss. Wien, Bd. XLIII, 1880.

3) Ch. Darwin. Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Übersetzt von V. Carus. 1881.

4) Rothert. Über Heliotropismus. Cohn's Beitr. z. Biol. Bd. VII, 1894.

5) Voechting. Über die Lichtstellung der Laubblätter. Bot. Ztg. 1888.

Malva verticillata dahin entschieden, dass die Blattfläche den Lichtreiz zu perzipieren vermag und unter normalen Verhältnissen an der Einstellung der Blätter in die fixe Lichtlage beteiligt ist. In gleichem Sinne deutet Czàpek[1]) seine beiläufig mit Blättern von *Linaria cymbalaria*, *Glechoma hederacea* und *Viola odorata* angestellten Versuche.

Wenngleich es auch zurzeit noch an einer umfassenden, kritischen Experimentaluntersuchung über die Perzeptionszonen des Lichtreizes bei Laubblättern fehlt, und wenn andererseits für einige Pflanzen festgestellt war, dass der Lamina keine oder eine sehr geringe Bedeutung für die Erreichung der heliotropischen Gleichgewichtslage zukommt[2]), so war es doch in hohem Grade wahrscheinlich, dass die Lamina in sehr vielen Fällen bei der Lichtperzeption wesentlich mitwirkt. Diese Annahme fand eine Bestätigung in den neuerdings veröffentlichten Untersuchungen Haberlandt's[3]). Haberlandt zeigte für eine Reihe von Pflanzen, dass die Blätter auch bei Verdunkelung des Blattstiels imstande sind, heliotropisch zu reagieren. Stand damit also die Fähigkeit der Blattfläche zur Lichtperzeption außer Zweifel, so fragte sich Haberlandt weiter, in welchen Teilen der Fläche diese Perzeption erfolgt und kommt auf Grund verschiedener Erwägungen, deren nähere Wiedergabe hier zu weit führen würde, zu dem Resultate, dass es die obere Epidermis ist. Die Zellen dieser Oberhaut haben nun sehr selten allseits ebene Wände, vielmehr sind die äußere und innere Wand meist, vom Zellinnern aus gesehen, konkav gewölbt. Besonders bei ersterer ist diese Erscheinung oft sehr ausgeprägt, sie nimmt bei manchen Pflanzen die Gestalt hoher, papillenartiger Vorwölbungen an, bei anderen Pflanzen finden wir in ihr außerdem Einlagerungen stark lichtbrechender Substanzen. Diese sowie andere hier nicht näher zu schildernde Einrichtungen führen dazu, dass das auffallende Licht konzentriert wird und dass bei zur Lichtrichtung senkrechter Stellung der Blattfläche die Mitte der inneren Wand der oberen Epidermiszellen intensiver beleuchtet ist als die Randzonen dieser Wand[4]). Die Tatsache, dass diese hell beleuchtete Kreisfläche mit der Einfallsrichtung der Sonnenstrahlen seine Lage ändert, hat nun, wie bekannt, Haberlandt zur Aufstellung der interessanten Hypothese geführt, dass die transversalheliotropische Reaktion der Laubblätter

---

1) Czapek, Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXII, S. 274.

2) Krabbe. Zur Kenntnis der fixen Lichtlage der Laubblätter. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XX, 1889.

3) G. Haberlandt. Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter. Leipzig 1905. Vergl. auch Ber. d. d. bot. Ges. Jahrg. 1904, Heft 2.

4) Vergl. die Photogramme auf Taf. IV der Haberlandt'schen Abhandlung, ferner Guttenberg in Ber. d. d. bot. Ges. Bd. XXIII, S. 265; dazu Taf. XI.

mit dieser Erscheinung eng zusammenhängt. Nach Haberlandt's Ansicht sind vornehmlich die den Innenwänden der oberen Epidermiszellen anliegenden Plasmaschläuche bei der Lichtperzeption beteiligt; sie sind so abgestimmt, dass sie eine Neigung des Blattes nach dem Lichte zu veranlassen, wenn der helle Lichtkreis sich nicht in ihrer Mitte befindet. Erst wenn dieser ins Zentrum gerückt ist, ist die Gleichgewichtslage erreicht und die Bewegung des Blattes hört auf. Nach dieser Hypothese besäße also die zentrale Partie des erwähnten Plasmabelegs eine von den ihr benachbarten Teilen verschiedene Reizstimmung.

An sich würde diese Erscheinung keineswegs ohne Analogie sein. Alle Erfahrungen sprechen dafür, dass streng genommen die Reizstimmung niemals in allen Teilen eines Protoplasten genau die gleiche ist. Um einige, den Heliotropismus betreffende, besonders hervorstechende Beispiele zu nennen, so erinnere ich nur daran, dass die Sporangienträger von *Phycomyces nitens* stark positiv heliotropisch reagieren, während das Mycel heliotropisch unempfindlich ist. *Euglena* ist, wie Engelmann[1]) zeigte, nur am hyalinen Vorderende ihres Körpers lichtempfindlich, die übrigen Teile desselben vermögen den Lichtreiz nicht zu perzipieren. Für andere Arten von Reaktionen ließen sich eine Menge ganz analoger Erscheinungen anführen. Wenn somit hieraus zur Genüge hervorgeht, dass sich vom allgemein physiologischen Standpunkte theoretische Bedenken gegen die Haberlandt'sche Hypothese nicht geltend machen lassen, so ist doch andererseits nicht zu leugnen, dass die experimentelle Behandlung der Frage in der Haberlandt'schen Abhandlung zu der Fülle der beigebrachten anatomischen Tatsachen in einem sehr ungleichen Verhältnisse steht. Gerade hier ist aber angesichts der Bedeutung des Problems eine Ergänzung um so mehr nötig, als alle Rückschlüsse aus anatomischen Befunden auf die physiologische Funktion so lange unbewiesene Hypothese sind, als ihnen nicht eindeutige experimentelle Belege zur Seite stehen.

Die im folgenden mitzuteilenden Untersuchungen erheben keineswegs Anspruch darauf, die Frage der Lichtperzeption der Laubblätter in allen ihren Einzelheiten aufzuklären. Hierauf hoffe ich später an anderer Stelle zurückkommen zu können. Die Versuche, die ich hier besprechen möchte, gingen davon aus, zu prüfen, ob bei aufgehobener Sammlung des Lichts durch die Papillen der oberen Epidermis die Blätter noch imstande sind, den Lichtreiz zu perzipieren und in demselben Sinne wie normal belichtete Blätter zu reagieren.

Man kann diese Ausschaltung der Lichtkonzentration leicht dadurch erreichen, dass man auf die Blattoberseite ein Medium

1) Engelmann. Pflüg. Arch. Bd. 29, 1882.

bringt, dessen Brechungsexponent gleich oder höher ist als der des Zellsafts. Die letztere Eigenschaft besitzt das Paraffinöl. Der Brechungsexponent des von mir verwandten Öles ist 1,476[1]), übertrifft also denjenigen des Wassers, dessen Wert dem Brechungsverhältnis des Zellsaftes etwa gleicht, um 0,143. Davon, dass das Paraffinöl ein Medium von höherer optischer Dichte als der Zellsaft ist, kann man sich auch durch den Linsenversuch Haberlandt's[2]) leicht überzeugen. Bedeckt man die Oberfläche von Blättern, deren

Fig. 1.

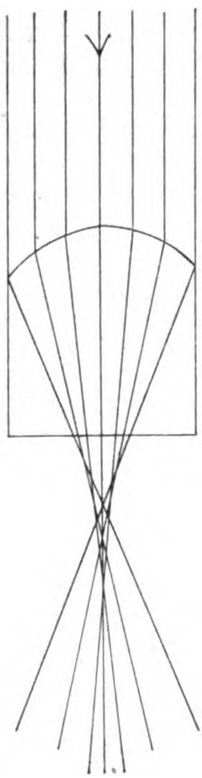
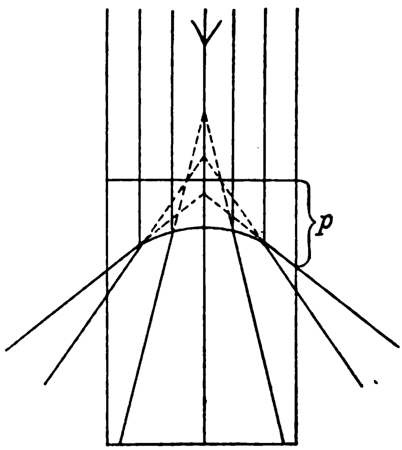


Fig. 2.



p = Paraffinölschicht.

Epidermiszellen hervorgewölbte Außenwände haben und folglich bei senkrecht auffallendem Licht die Erscheinung des hell erleuchteten Mittelfeldes zeigen, mit einer Ölschicht, so sieht man beim Linsenversuch an Stelle des auf der Epidermisinnenwand liegenden objektiven Lichtfeldes (Fig. 1) ein virtuelles Bild (Fig. 2), welches natürlich außerhalb der Oberhaut gelegen ist. Aus der Sammellinse ist infolge des auf der Epidermis befindlichen Öles eine Zerstreuungslinse geworden, wie sich aus dem Schema in Fig. 1 und 2 ohne weiteres ergibt. Daraus erhellt auch, dass die Beleuchtungsverhältnisse der unteren Zellwand bei den mit Öl benetzten Blättern im Vergleich zu den normalen inverse sind, indem bei senkrecht auffallendem Licht nunmehr die Mitte relativ am wenigsten Licht empfängt und die Intensität nach den Rändern hin zunimmt.

1) Bestimmt mit Abbes Refraktometer.

2) A. a. O. S. 52ff.

Im folgenden will ich zunächst auf Versuche mit *Tropaeolum minus* eingehen. Ich verwandte hauptsächlich abgeschnittene Blätter, da hierdurch die Versuche wesentlich vereinfacht werden. Es stehen dem deshalb keine Bedenken entgegen, weil die Reaktion solcher Blätter, wie schon Haberlandt[1]) betont, ebenso von statten geht wie bei normalen, an der Pflanze belassenen. Die Blattstiele wurden zwischen Watte im Halse von kleinen Pulvergläsern angebracht und tauchten unten in Wasser. Bei der Auswahl der Blätter achtete ich darauf, dass die Lamina möglichst eben war, da sonst das Anbringen der Ölschicht mit Schwierigkeiten verknüpft ist. Aus diesem rein praktischen Grunde musste ich meist von der Verwendung von Primärblättern absehen. — Außerdem legte ich Gewicht darauf, nur solche Blätter zu wählen, deren Spreite mit dem Blattstiel genau oder annähernd einen rechten Winkel bildete. Die Töpfe mit den *Tropaeolum*-Pflanzen befanden sich, um allseitig gleich beleuchtet zu sein, auf der um die Vertikale rotierenden Scheibe eines Klinostaten. Ich hebe diesen Umstand deshalb hervor, weil es mir öfter so schien, als ob Blätter, deren Lamina sich zu Beginn des Versuchs zwar in horizontaler, deren Stiel dagegen in einer von der vertikalen stark abweichenden Lage befand, bei Verdunkelung des Blattstiels nicht so exakt reagierten. Zu entscheiden, ob hier geotropische Reaktionen oder Nutationen störend eingriffen, dazu ist meine Erfahrung zu gering. — Der mediane Durchmesser, der mir als Versuchsobjekte dienenden Blätter betrug durchschnittlich ungefähr 2 cm.

Das Öl wurde nun in der Weise auf die Blätter gebracht, dass diese mit einem feinen Pinsel auf ihrer Oberfläche damit bestrichen wurden und darüber ein sehr dünnes Glimmerblättchen gedeckt wurde. Letzteres war aus zwei Gründen nötig; einmal, um dem Ablaufen des Öles von der Oberfläche vorzubeugen, zweitens, um eine glatte Oberfläche zu schaffen. Nur unter letzterer Voraussetzung findet nämlich, wie leicht einzusehen, der Strahlengang in der im Schema Fig. 2 angegebenen Weise statt. Würde das Öl hauptsächlich die Zwischenräume zwischen den hervorragenden Polstern füllen und diese selbst nur in ganz dünner Schicht bedecken oder völlig unbenetzt lassen, so würde doch noch eine, wenn auch nicht so ausgiebige Lichtkonzentration möglich sein[2]) und damit wäre der Zweck des Versuchs natürlich verfehlt. Bemerken möchte ich noch, dass — was eigentlich selbstverständlich erscheint — beim Bedecken der Ölschicht mit Glimmer sorgfältig darauf zu achten ist, dass dieselbe frei von Luftblasen ist; denn

1) A. a. O. S. 10.

2) Haberlandt gibt für *Fittonia Verschaffeltii* an (a. a. O. S. 108ff.), dass auf diese Weise bei schwacher Benetzung der Epidermis mit Wasser auf den Innenwänden der „Ocellen" ein hell beleuchtetes Mittelfeld entsteht.

auch dadurch würde natürlich an den betreffenden Stellen der Strahlengang wesentlich beeinflusst werden.

Reines Paraffinöl[1]) ist bekanntlich für die Pflanzen völlig unschädlich. Selbst wenn die Lamina gänzlich von dem Öle durchdrungen war, was bei *Tropaeolum*-Blättern infolge der auf der Oberseite befindlichen Spaltöffnungen nach längerer oder kürzerer Zeit geschieht, konnte ich beobachten, dass die Blätter noch nach 3 Tagen, also nach einer Zeit, die die durchschnittliche Versuchszeit weit übertrifft, ganz unbeschädigt waren. Die Zellen waren, wie sich durch Plasmolyse nachweisen ließ, noch alle am Leben und auch am Aussehen war keinerlei nachteilige Beeinflussung zu erkennen.

Als Versuchsraum diente mir ein Dunkelzimmer des hiesigen botanischen Instituts. Als Lichtquelle verwandte ich eine Auerlampe, die sich in einer schwarzen, einseitig geöffneten Blechlaterne befand. Die Versuchsobjekte wurden in etwa 50 cm Entfernung von dieser aufgestellt. Zwischen Versuchsobjekt und Lampe war zur Kühlung eine große Kuvette mit Wasser eingeschaltet. Die Temperatur schwankte in dem Versuchsraum um durchschnittlich nicht mehr als 0,5 Grad.

Zur allgemeinen Orientierung stellte ich zunächst mehrere Versuchsreihen an, in denen Blätter mit und ohne Ölbedeckung unter sonst völlig gleichen Bedingungen der einseitigen Beleuchtung ausgesetzt wurden. Hierbei ergab sich immer, dass sich die normalen Blätter und die mit Öl bedeckten sowohl was den Beginn der Reaktion als was die Einstellung in die Gleichgewichtslage anbetrifft, gleich verhielten. Allerdings kommt es manchmal vor, dass die Lamina zwar eine vertikale Richtung einnimmt, durch Drehung um die Lotlinie aber mit der Strahlenrichtung einen mehr oder weniger spitzen Winkel bildet. Dies konnte ich indessen bei normalen und bei mit Paraffinöl bedeckten Blättern in gleicher Weise beobachten. Auch kommen noch nach Einstellung des Blattes in die zur Lichtrichtung senkrechte Lage öfter Nutationen vor, die sich in Oscillationen des Blattes nach oben und unten von der Gleichgewichtslage geltend machen. Doch auch diese Erscheinung zeigen normale wie paraffinierte Blätter. Bei einem der letzteren, bei dem die Reaktion sehr schnell begonnen hatte, zeigte sich, dass es die Gleichgewichtslage passierte und sich weiter nach unten krümmte, bis es mit der Strahlenrichtung einen Winkel von 30° bildete. Hier kehrte es jedoch wieder um, bis es wieder senkrecht zum Lichte stand und verblieb nun in dieser Lage. — Von welcher Seite die Blätter beleuchtet wurden, war ganz gleichgültig; sie arbeiteten ebenso, ob das Licht auf die vordere, hintere Seite oder auf eine der Flanken auffiel. Daraus geht zugleich hervor,

1) Das mir zur Verfügung stehende Paraffinöl war von **Grübler** bezogen.

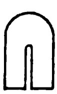
dass nicht etwa das durch die Öl-Glimmerschicht vermehrte Gewicht der Spreite die Reaktion auslöst, denn diese findet ebenso in der Richtung des Belastungsdruckes als in der entgegengesetzten statt. Übrigens war dieses Ergebnis nach den Angaben Vöchting's[1]) schon mit großer Wahrscheinlichkeit vorauszusehen.

Die obigen, hier nur beiläufig erwähnten Versuche scheinen schon darauf hinzudeuten, dass die Lamina auch derjenigen Blätter, bei welchen die Linsenfunktion der oberen Epidermiszellen ausgeschaltet ist, das Licht perzipiert. Um das exakt zu beweisen, war es natürlich nötig, den Blattstiel von der Belichtung vollständig auszuschließen, und zwar musste dies in der Weise geschehen, dass der Stiel dabei seine volle Bewegungsfähigkeit bewahrte. Da die von mir verwandten Blätter von *Tropaeolum minus* sehr zarte Stiele besaßen, so war dies mit einigen Schwierigkeiten verknüpft. Haberlandt hat bei seinen Versuchen Strümpfe von undurchsichtigem, weichem Leder, die er über die Blattstiele zog, verwendet[2]). Ich musste von diesem Verfahren aus mehreren Gründen Abstand nehmen. Trotz vieler Bemühungen konnte ich mir kein Leder verschaffen, das ganz undurchsichtig und dabei doch weich genug war, um der Krümmung der zarten Blattstiele keinen nennenswerten Widerstand entgegenzusetzen. Ein weiterer Umstand, der mich veranlasste, eine andere Methode zu wählen, war der, dass die Lederstrümpfe, auch wenn sie oben dicht an die Lamina anschließen, doch nicht verhindern können, dass der obere Teil des Blattstiels durch Durchleuchtung der Blattfläche etwas Licht empfängt. Da der Blattstiel sich nach oben verjüngt, muss nämlich ein Lederstrumpf, der einfach über den Stiel gezogen ist, notwendigerweise einen etwas weiteren Querschnitt haben als dem oberen Teil des Blattstiels entspricht. — Und selbst wenn die Umhüllung oben den Blattstiel dicht umschließt, so kann dessen oberster Teil doch noch etwas von dem Licht empfangen, welches die Ansatzstelle des Blattstiels an der Lamina von oben passiert. Hiervon kann man sich leicht auf folgende Weise überzeugen: Bedeckt man die Unterfläche der Lamina mit Stanniol, welches von allen Seiten lichtdicht an den Stiel anschließt und beleuchtet dann (nach einem sogleich zu beschreibenden Verfahren) die Oberseite, so sieht man, dass der oberste Teil des Blattstiels schwach belichtet ist. Erst wenn man die Oberfläche an der Ansatzstelle des Stiels mit einem kleinen Blättchen von Stanniol oder schwarzem Papier bedeckt, ist der Stiel völlig verdunkelt. Es ist allerdings wohl kaum anzunehmen, dass das Licht, welches der Blattstiel allein durch Durchleuchtung an der Ansatzstelle erhält, auf die Reaktion einen wesentlichen Einfluss hat.

1) Bot. Ztg. 1888.
2) A. a. O. S. 11.

Ich wandte nun bei den zu besprechenden Versuchen folgendes Verfahren zur Verdunkelung des Stiels an: Auf der Unterseite des Blattes wurden zwei Stanniolblättchen von der Form des in Fig. 3 abgebildeten so übereinandergeschoben, dass sie die Ansatzstelle des Stiels lichtdicht umschlossen. Sie wurden an einigen Punkten mit einer Spur dickflüssigen Dextrins an der vorderen Seite der Unterfläche angeklebt. Das so vorbereitete Blatt wurde nun mit der Öl-Glimmerschicht überzogen. Dann wurde der Stiel durch einen aus undurchsichtigem schwarzen Mattpapier hergestellten trichterförmigen Schirm geführt, welcher darauf, wie in Fig. 4 ersichtlich, mit Hilfe dickflüssigen, durch Tusche schwarz gefärbten Dextrins an dem Stanniolbeleg der Unterfläche lichtdicht befestigt wurde. Dieser Schirm war so angebracht, dass er den Bewegungen des Blattes folgen konnte, ohne dass damit für dieses eine erhebliche Arbeitsleistung verbunden war. Ich erreichte dies dadurch, dass ich ihn bifilar an ganz dünnen Kokonfäden so aufhängte, dass er sich annähernd im indifferenten Gleichgewicht befand[1]). Von den über dem Blatte zusammenlaufenden beiden Fäden geht ein dritter aus, der oben über ein außerordentlich leicht bewegliches, kleines Aluminiumrädchen, das ich mir zu diesem Zwecke hatte herstellen lassen, geführt war (Fig. 4, *R*). Am freien Ende dieses Fadens war ein dünnes Glashäkchen befestigt, an welchem Gewichte in Gestaltkleiner aus dünnem Draht und Glaskapillaren gefertigter Haken angehängt wurden (Fig. 4, *Ge*). Auf diese Weise wurde das Gewicht des Schirmes vollständig äquilibriert, so dass auch eine Bewegung desselben nach oben und unten unter minimalem Arbeitsaufwand möglich war. In seinem unteren Teile wurde der Blattstiel durch ein mit schwarzem Lederstrumpf umgebenes, dünnes Glasrohr in ein mit Wasser gefülltes, von schwarzem Papier umkleidetes Pulverglas geführt. Das Glasrohr war in dem Halse desselben mit Watte befestigt. Der obere Teil des Blattstiels, dessen Länge 1—1,5 cm[2]) betrug, war so vollständig frei und bewegungsfähig. — Das Ganze war noch mit einem schwarzen Papierzylinder umgeben, der natürlich so angebracht sein musste, dass er weder Licht von der Blattoberfläche abhielt noch die Bewegungsfreiheit des Schirmes irgendwie hemmte. Auf diese Weise war eine völlige Verdunkelung des Blattstiels erreicht.

Fig. 3.



Stanniolblättchen. Natürl. Größe.

1) Den Schirm genau im indifferenten Gleichgewicht aufzuhängen, ist äußerst mühevoll. Man kann dies jedoch leicht annähernd soweit erreichen, dass die Arbeit, die das Blatt zu leisten hat, um ihn zu bewegen, äußerst gering und für die Versuche nicht störend ist.

2) Diese Länge ist vollständig ausreichend. Die Strecke des Stiels, auf welche eine Übertragung des Reizes von der Lamina stattfindet, also die Krümmungszone des verdunkelten Blattstiels, beträgt durchschnittlich nur 5—6 mm.

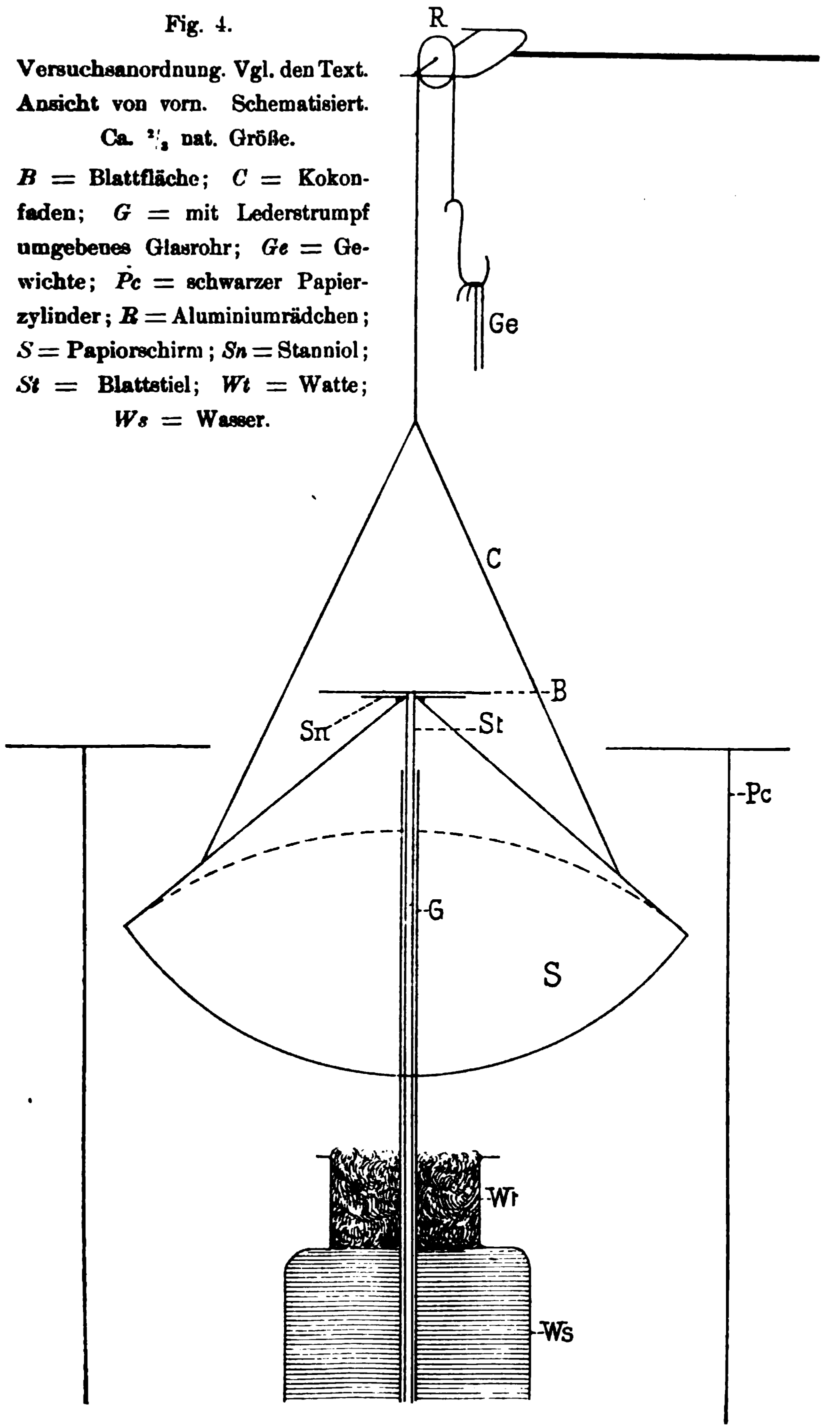


Fig. 4.

Versuchsanordnung. Vgl. den Text. Ansicht von vorn. Schematisiert. Ca. $^2/_3$ nat. Größe.

B **= Blattfläche;** ***C*** **= Kokonfaden;** ***G*** **= mit Lederstrumpf umgebenes Glasrohr;** ***Ge*** **= Gewichte;** ***Pc*** **= schwarzer Papierzylinder;** ***R*** **= Aluminiumrädchen;** ***S*** **= Papierschirm;** ***Sn*** **= Stanniol;** ***St*** **= Blattstiel;** ***Wt*** **= Watte;** ***Ws*** **= Wasser.**

Bei exakter Ausführung und mit einiger Übung erhält man mit dieser Methode einwandfreie Ergebnisse. Es ist natürlich auf das sorgfältigste darauf zu achten, dass der Blattstiel nicht gebogen wird oder durch irgendwelche anderen Eingriffe Beschädigungen erleidet; auch ist beim Ansetzen des Versuchs möglichst schnell zu verfahren, damit nicht während dieser Zeit durch einseitig auf den Blattstiel fallendes Licht Reaktionen induziert werden, die das Versuchsresultat beeinflussen könnten. — Die so vorbereiteten Blätter wurden nun ungefähr 40 cm von der Lichtquelle entfernt so aufgestellt, dass sie von den Lichtstrahlen unter einem sehr spitzen Winkel getroffen wurden. Zwischen Auerlampe und Versuchsobjekte war eine Küvette mit Wasser eingeschaltet. Um die Neigung eines Blattes genau zu kontrollieren, entwarf ich mit Hilfe einer Linse auf einer Mattscheibe das Bild des Blattes und konnte so dessen jeweilige Lage immer aufzeichnen. (Schluss folgt.)

Die Erklärbarkeit der Ontogenese durch materielle Anlagen.

Ein kritischer Beitrag zur theoretischen Biologie.

Von Dr. Carl Detto.

(Fortsetzung.)

Weismann's Ableitung wird dadurch nicht hinfällig, aber sie setzt die Möglichkeit der Präformation voraus. Deshalb kann das Prinzip selbst nicht aus ihr gewonnen werden und auch nicht die Folgerung aus demselben, dass jede Somaqualität durch eine Anlage vertreten sein muss, nicht nur die unabhängig variable Eigenschaft. Nach dem Präformationsprinzip ist es nicht möglich, dass „hundert verschiedene Charaktere von einem einzigen Element des Keimplasmas aus bestimmt werden"; denn aus diesem Element kann jene hundertfache Mannigfaltigkeit nur entstehen, wenn es selbst kein „Element", sondern mindestens ebenfalls hundertfach zusammengesetzt wäre. Jeder Charakter muss zureichend bestimmt sein, und besteht diese Bestimmung in materiellen Anlagen, so muss jedem eine qualitativ besondere entsprechen.

Dass auf dem Boden des materiellen Präformismus die Keimzelle eine sehr komplexe Tektonik fordere, wurde auch von Driesch zugegeben, nachdem er seinen Versuch, auf Grund eines einfachen Stoffgemisches eine epigenetische Enzymhypothese zu entwickeln, als unzureichend erkannt hatte (1896, 1899 und 1901 gegen 1894).

Auch O. Hertwig ist Anhänger des qualitativen Präformismus, obwohl er es nicht direkt zugibt, da er den wesentlichen Unterschied zwischen morphotischer und qualitativer Präformation nicht präzisiert hat. Er fordert für jede Art eine spezifische Anlagesubstanz (1894, p. 130 u. 131); folglich muss er auch annehmen,

dass aus empirisch sehr ähnlichen Keimzellen (z. B. den Sporen verschiedener Bakterien, Pilz- und Moosarten) aus inneren Ursachen verschiedene Organismen werden, weil man jene Arten unter sehr ähnlichen äußeren Bedingungen (z. B. auf demselben Substrat nebeneinander) zur Entwickelung bringen kann. Was aber von heterogenen Qualitätenkomplexen (den Individuen verschiedener Arten) gesagt werden muss, gilt auch für verschiedene Qualitäten in demselben Soma; nehme ich für jene besonders konstituierte Anlagen an, so muss ich sie auch für diese annehmen, weil der Unterschied zwischen beiden Fällen ein rein numerischer ist. Wer der Meinung ist, dass aus der vom Soma qualitativ völlig verschiedenen und in bezug auf ihn qualitativ einfachen Keimzelle allein infolge äußerer Beziehungen (Korrelation und Lage, Außenwelt) jenes Soma sich entwickeln kann, muss diese Annahme auch auf die Keimzellen verschiedenartiger Organismen übertragen. Man wird aber bald erkennen, dass die Voraussetzung einer spezifischen Konstitution verschiedenartiger Keimzellen ein zwingendes Postulat ist. In der Tat hat schon Haacke (1893, p. 319) darauf hingewiesen, dass „es für den Begriff des Präformismus nicht darauf ankomme, dass man im Keim ein mikroskopisches Abbild des fertigen Organismus erblickt, sondern man brauche nur, wie Hertwig es tut, eine vorgebildete Anordnung qualitativ ungleicher Idioblasten in der Gesamtanlage anzunehmen, um mit vollen Segeln in den Hafen des Präformismus hineinzusteuern." Abgesehen von der vorgebildeten Anordnung, welche über den Begriff des qualitativen Präformismus nicht entscheidet und mit Ausnahme des in den letzten Worten angedeuteten Tadels müssen wir uns der Meinung Haacke's durchaus anschließen; der Tadel ist unberechtigt, weil der qualitative Präformismus eine Konsequenz der mechanischen Naturauffassung ist, die Haacke in seiner „Gemmarientheorie" selbst in materialistisch-dogmatischer Form vertritt.

Nach O. Hertwig's, besonders durch botanische Tatsachen gut zu stützender[1]) Ansicht enthält jede Somazelle die gesamte Erbanlagenmasse und es bestimmen die äußeren Umstände (Beziehungen zu den übrigen Somateilen und zur Außenwelt), welche von den möglichen Eigenschaften in Erscheinung treten. Da nun aber Hertwig „in den histologischen[2]) Unterschieden eines Organismus nur verschiedene Zustände von Zellen erblickt, die in der Konstitution ihres Idioplasma übereinstimmen und als Abkömmlinge einer gemeinsamen Mutterzelle der Art nach gleich sind" (1898, p. 64) und weil auch nach ihm der „Organismus der Eizelle

1) Vgl. z. B. Küster, Pathologische Pflanzenanatomie, Jena 1893, und de Vries, Pangenesis.
2) Also qualitativen.

in sich die Hauptbedingungen vereinigt, durch welche der spezifische oder „artgemäße" Verlauf und das Endergebnis des Prozesses in erster Linie bestimmt wird" (1898, p. 74), so kann sich also eine Somazelle nur nach so vielen Richtungen potentia entwickeln, als der Anlage nach möglich ist. Was aus einer Somazelle wird, bestimmen die Umstände, was aus ihr aber überhaupt werden kann, die Beschaffenheit des Idioplasma. Da aber jede Art ihr besonderes Idioplasma haben soll, so kann nur das aus der Zelle werden, was der Beschaffenheit des Idioplasma nach möglich ist. Folglich ist der Kreis der während der Ontogenese möglichen Leistungen vorausbestimmt, und das kann für Qualitäten nur erklärt werden durch die Annahme besonderer, der Zahl nach den möglichen Qualitäten entsprechender Anlagen. Es ist deshalb durchaus folgerichtig, gleichzeitig aber ein Bekenntnis zum qualitativen Präformismus, wenn Hertwig an einer anderen Stelle sagt: „Wenn das Idioplasma als eine sehr hochorganische Substanz und als Erbmasse mit sehr vielen Anlagen begabt ist, was sie ja nach unserer Annahme sein muss, so kann sie, wie wir glauben, wahrscheinlich machen zu können, verschiedene Zustände in der Weise darbieten, dass unter besonderen Bedingungen eine ihrer vielen Anlagen zur Entwickelung kommt, während andere latent blieben. Ändern sich die Bedingungen, so kann die entwickelte Anlage sich wieder zurückbilden, wodurch der ursprüngliche Zustand wieder hergestellt wird, oder es kann das Idioplasma durch Entwickelung anderer Anlagen, die den veränderten Bedingungen entsprechen, in neue Zustände eintreten" (1898, p. 65).

Es können also auch nach Hertwig's Ansicht nur solche Eigenschaften (Qualitäten) auftreten, welche determiniert sind. Die Einwände, welche dieser Forscher gegen den Präformismus Weismann's erhebt, treffen nicht die Präformation der Qualitäten, nicht die präformistische Erklärung des Differenzierungsproblems, sondern die Hypothesen, welche der qualitative Präformismus zur Erklärung des Architekturproblems machen muss. (Über diesen Punkt siehe unten.)

III.

Ableitung des Begriffs der materiellen Anlagen.

1. Die ontologischen Probleme.

Der Vergleich zwischen einer Keimzelle und dem Soma, welches sie ihrer Abstammung nach hervorbringen kann, ergibt je nach der Betrachtungsweise ein besonderes Verhältnis zwischen Keimzelle und Soma.

Im Hinblick auf die äußere Form besteht ein Unterschied der Gestaltung und Größe. Die Keimzelle ist ein einfacher, in der Regel kugelförmiger Körper, das Soma schon oft vom ersten Beginne seiner Bildung an ein anders gestaltetes, mit zunehmender Ent-

wickelung stets komplizierter und meist größer werdendes Raumgebilde.

Wenn wir diesen Unterschied festhalten, so entsteht die Frage, wie die einfache Gestalt des Keimzellenkörpers sich zu dem durch komplizierte Oberflächenbildung ausgezeichneten Soma umzugestalten vermöge: Problem der Somaform oder Gestaltung.

Bei diesem Problem ist von den inneren Differenzen zwischen Keimzelle und Soma abgesehen. Man könnte freilich auch nach der Formung der Niere oder eines Muskels fragen, aber das wäre ohne eine histologische Definition der Organe nicht möglich, da sie ungeachtet der histologischen Differenzierung die Form des Soma kontinuierlich ausfüllen. Es kommt aber bei dem Formproblem auf die Gesamtheit dessen an, was aus der Keimzelle wird, ohne Rücksicht darauf, ob sich die gestaltende und vergrößernde Masse innerlich gleichzeitig differenziert oder nicht.

Denkt man sich eine Keimzelle allein durch Wachstum ihrer Masse die Formstadien der Somaentwickelung durchlaufend und zu einem, der äußeren Gestalt nach dem wirklichen Soma gleichen Gebilde werdend, so wird dieses Gebilde innerlich doch durchaus vom wirklichen Soma verschieden sein. Das Soma unterscheidet sich nicht nur durch die Form, sondern auch qualitativ von dem Keimzellenkörper. Das Soma ist eine wahrnehmbare qualitative Mannigfaltigkeit gegenüber der Masse der Keimzelle. Die letztere enthält weder Muskelfibrillen, noch Knochensubstanz oder Sekrete; alle solche Produkte entstehen erst bei der Ontogenese. Dem qualitativen Verhältnisse nach zwischen Keimzelle und Soma ist das letztere differenziert, die Keimzelle undifferenziert. Daraus ergibt sich das Problem der Somadifferenzierung: wie kann aus der empirisch einfachen Masse der Keimzelle die histologische Mannigfaltigkeit des Soma werden? Dieses Problem ist nicht histologisch zu nehmen, etwa gemäß der Frage, wie Knochenmasse entsteht, sondern ontologisch, wie es möglich sei, dass aus der empirisch einfachen Keimzelle eine Mannigfaltigkeit physiologisch differenter Zellen entstehen könne, eine qualitative Differenz, welche eben in den verschiedenartigen Leistungen („Plasmaprodukte") zum Ausdruck kommt.

Die Gesamtplasmamasse des Soma geht durch Wachstum aus dem Keimzellenplasma hervor, kann also nicht generisch von diesem verschieden sein. Dennoch liefern die einzelnen Bezirke des Soma besondere Plasmaprodukte (Muskelfibrillen, Knochensubstanz etc.), müssen also unter sich und gegenüber der Keimzelle, welche diese Produkte nicht enthält, eine qualitative Differenz besitzen. Auf diese qualitative und physiologische Differenz der gesonderten Protoplasten, welche durch spezifische Leistungen (Bildung besonderer Plasmaprodukte) angezeigt wird, richtet sich das Diffe-

renzierungsproblem der Ontologie. Das Soma sei differenziert, heisst also in diesem Sinne, es sei zusammengesetzt aus physiologisch verschieden arbeitenden Protoplasten; die histologische Differenz, welche sich auf die nicht lebendigen Plasmaprodukte gründet, ist nur als der Ausdruck der physiologischen Differenzen anzusehen.

Die histologisch verschiedenen Zellen sind häufig auch durch verschiedene Gestalt des Zelleibes charakterisiert, was zur Aufstellung eines Problems der Zellgestaltung Veranlassung geben kann.

Die differenten Protoplasten treten im Soma zu geordneten Verbänden, Organen, zusammen; sie bilden keine beliebige, sondern eine typisch geordnete qualitative Mannigfaltigkeit. Diese Anordnung der physiologisch spezialisierten Einheiten des Soma können wir seine Architektonik nennen und von ihr das Problem der Somaarchitektur (Anordnungsproblem) herleiten: wie kommt die typische Anordnung der qualitativ verschiedenen Elemente zustande? Dies Problem steht in engster Beziehung zum Differenzierungsproblem; denn wo Differenzierung fehlt, kann auch nicht von einer Anordnung oder Architektur qualitativ verschieden arbeitender Elementarteile die Rede sein.

Die Somagestaltung, -differenzierung und -architektur sind die drei Hauptprobleme der erklärenden Ontologie.

Die genannten Probleme ergeben sich aus den Unterschieden zwischen Keimzelle und Soma. Man darf aber nicht die Ähnlichkeiten zwischen beiden vergessen. Keimzelle und Somazellen bestehen aus Protoplasma gleichartiger Konstitution, was die Regenerationserscheinungen empirisch dartun. Die Keimzelle vollzieht dieselben physiologischen Grundfunktionen des Stoffwechsels wie jeder durch noch so spezialisierte Leistung ausgezeichnete Somaprotoplast (Assimilation, Dissimilation). Bei Metazoen sind beide durch den Besitz von Kernen, Hautschicht, Vakuolen, event. Leukoplasten ausgezeichnet; die Prozesse der Kernteilung sind dieselben u. s. w.

Die zu weit gehende Rücksicht darauf, dass bei den Metazoen das Wachstum der Keimzellenmasse in den meisten Fällen mit Zellsonderung verbunden ist, kann zu sehr hemmenden Auffassungen über die ontologischen Probleme führen. Man darf nicht vergessen, dass das Soma nicht zusammengesetzt wird wie ein Gebäude, sondern dass die sich entwickelnde Keimzelle eine wachsende Masse darstellt, deren Formung ebensowohl die Ursache als Folge der Zellsonderung sein könnte. Nur das letztere gelten zu lassen, ist eine nicht unbedenkliche zytologische Einseitigkeit. Dieser histologisch bedeutungsvolle Umstand kann nur kurz angedeutet werden. Es ist bemerkenswert, dass die am reinsten morphologische

Theorie der Ontogenese und Vererbung von einem Zoologen, Weismann, entwickelt wurde; de Vries, der botanische Physiologe, hat trotz aller Ähnlichkeit der Fundamente seiner Pangenesislehre mit Weismann's Theorie eine ausgesprochene Abneigung gegen den intimen, tektonischen Ausbau der Hypothese (vgl. das Zitat unten, Kap. IV, 2). Das mag daran liegen, dass im zoologischen Forschungsbereiche die morphologischen und histologischen Probleme im Vordergrunde des Interesses stehen, während in der Botanik die physiologische Betrachtungsweise das beherrschende Moment ist. Es scheint fast, als sei dem Zoologen die Entwickelung nur ein zytologisches Problem. Dagegen haben schon Sachs und Hofmeister vor langer Zeit den entgegengesetzten Standpunkt empfohlen. Der letztgenannte sagte geradezu: „Die Bildung neuer Zellen im Vegetationspunkte ist eine Funktion des allgemeinen Wachstums, nicht seine Ursache“ (Lehre von der Pflanzenzelle, Leipzig 1867, p. 129).

2. Der Begriff des Merkmals[1]).

Es ist keineswegs leicht festzustellen, was als „Merkmal“ eines Organismus zu bezeichnen sei, und jede Definition desselben ist durchaus willkürlich. Wenn man sagt, zwei elementare Pflanzenarten unterschieden sich durch „ein“ Merkmal, etwa dadurch, dass die eine Art behaart, die andere unbehaart sei, so kann der Vererbungstheoretiker mit dieser systematischen Definition nicht viel erreichen. Denn erstens setzt sich das eine Merkmal der Behaarung aus sehr vielen einzelnen Haaren zusammen, die auf verschiedenen gleich- oder verschiedenartigen Organen stehen können, zweitens lassen diese Haare, selbst wenn sie einzellig wären, wiederum eine Anzahl von „Merkmalen“ erkennen, welche gerade diesen Haartypus kennzeichnen. Dazu kommen noch die individuellen Merkmale, die in der Regel die einzelnen Haare desselben Typus untereinander, sei es auf demselben oder auf verschiedenen Individuen derselben Pflanzenspezies auszeichnen.

Für den Systematiker gilt das Merkmal in erster Linie als Artmerkmal, als Unterscheidungsmittel verwandter Arten; seine Definition stützt sich auf den Vergleich von Arten. Außerdem haben nur morphologische Artmerkmale ein taxonomisches Interesse.

Die Ontologie und Vererbungstheorie muss das systematische Formmerkmal als einen Komplex von Merkmalen ansehen, sie muss ferner Rücksicht nehmen auf die physiologischen Merkmale; denn auch diese sind erblich. Sie kann ihre Definition des Merkmalbegriffes nicht auf den Vergleich der Arten gründen, sondern muss

---

1) Dieser Abschnitt ist mit Rücksicht auf die Vererbungslehre etwas weiter ausgeführt worden.

ihn an einem Individuum zu bestimmen suchen oder durch den Vergleich der Individuen derselben Art oder derselben genealogischen Reihe. Das Individuum ist für die Vererbungstheorie nichts als ein Komplex von Merkmalen, deren Reproduktion und Reproduktionsursachen an den Nachkommen des untersuchten Individuums festzustellen sind.

(Fortsetzung folgt.)

Über die Struktur des quergestreiften Muskels im ruhenden und tätigen Zustande und über seinen Aggregatzustand[1]).

Vortrag, gehalten in der medizin. Sektion der schlesischen Gesellschaft für vaterländische Kultur am 19. Oktober 1906 mit Demonstration der Apparate und Diapositive.

Von K. Hürthle.

Wer die Ursache der ungewöhnlich zahlreichen Widersprüche, welche in der Literatur über die Struktur des ruhenden und tätigen Muskels zu finden sind, aufzudecken versucht, der wird wohl bald auf den Gedanken kommen, dass die übliche Untersuchungsmethode, welche bei vielen anderen Geweben und Organen nützliche Dienste leistet, beim Muskel versage; denn wenn eine Reihe erprobter und zuverlässiger Forscher nach derselben oder nach ähnlichen Methoden zu widersprechenden Ergebnissen gelangt, so ist die größte Wahrscheinlichkeit vorhanden, dass die Ursache der Widersprüche in der Untersuchungsmethode zu suchen sei.

Von diesem Gesichtspunkte aus habe ich eine Methode auszubilden versucht, welche die übliche Fixierung und Färbung des Objekts vermeidet und die Struktur des frischen Muskels im ruhenden und tätigen Zustand festzustellen erlaubt: Die Methode der photographischen Momentaufnahme. Diese liegt seit längerer Zeit sozusagen in der Luft; man hat nur nötig festzustellen, ob die wohlausgebildete Technik der Momentphotographie sich auch auf Objekte, die einer stärkeren mikroskopischen Vergrößerung bedürfen, ausdehnen lässt; die Möglichkeit der Gewinnung brauchbarer Bilder hängt von folgenden Faktoren ab:

1. von der spezifischen Intensität der verfügbaren Lichtquelle,
2. von der Stärke der angewandten Vergrößerung,
3. von der Geschwindigkeit des abzubildenden Objektes,
4. von den Ansprüchen an die Bildschärfe.

Von diesen Faktoren ist nur der dritte unveränderlich gegeben: Die Geschwindigkeit des bewegten Objektes.

Nimmt man als Objekt die überlebenden Fasern von *Hydro-*

1) Die ausführliche, durch Abbildungen belegte Darstellung des Inhalts wird im Laufe dieses Jahres erscheinen.

philus, deren Kontraktionswellen eine Geschwindigkeit von 0,1 mm pro Sekunde haben und verwendet eine lineare Vergrößerung von 200, bei welcher die Details der Muskelstruktur schon deutlich zu sehen sind, so beträgt die Geschwindigkeit des Bildes auf der photographischen Platte $0{,}1 \cdot 200 = 20$ mm pro Sekunde. Lässt man ferner als Grenze der Schärfe des Bildes einen Undeutlichkeitskreis von 0,2 mm zu, so erhält man für die höchst zulässige Belichtungszeit einen Wert von $\frac{0{,}2}{20} = 0{,}01$ Sek. Der Versuch hat nun gezeigt, dass diese Zeit genügt, um im konzentrierten Sonnenlicht bei 200facher Vergrößerung, selbst bei Anwendung polarisierten Lichts eine ausreichende Belichtung empfindlicher Platten oder Films zu erzeugen. Die Versuche können allerdings nur zur Zeit der stärksten Sonnenstrahlung von Mai bis Juli zwischen 10 und 1 Uhr mittags bei klarer Atmosphäre angestellt werden.

Die ersten Versuche wurden mit Hilfe einer photographischen Camera von Zeiß mit angepasstem Rouleauverschluss noch im alten Institut ausgeführt. Im neuen Institut (1900) wurde die Camera beseitigt, indem der Projektionstisch für Mikrophotographie in einem verdunkelten Raume aufgestellt und das Bild direkt auf den Rouleau des Momentverschlusses projiziert wurde, der in geeigneter Entfernung auf einer festen Unterlage aufgestellt war. Man hatte so die Möglichkeit, das Bild der Faser beständig zu beobachten und im Moment des Ablaufs einer Kontraktionswelle die Aufnahme herzustellen.

In einem weiteren Stadium ging ich zur Herstellung von Momentbildern im polarisierten Licht über und endlich zur Gewinnung von Serienaufnahmen im gewöhnlichen und im polarisierten Licht mit Hilfe eines Kinematographen, welcher von Herrn Universitätsmechanikus Albrecht in Tübingen hergestellt wurde und sich von den im Handel befindlichen vor allem dadurch unterscheidet, dass er Aufnahmen im Format von 8×8 cm herzustellen gestattet. Die Zahl der Aufnahmen kann aber nicht viel über 6 pro Sekunde gesteigert werden.

Über die Auswahl des Untersuchungsobjektes sei folgendes bemerkt. Nachdem ich vergebens versucht hatte, isolierte Fasern von Kaltblütermuskeln durch elektrische oder chemische Reize in Kontraktion zu versetzen, kehrte ich zu dem in der Muskelhistologie bekanntesten Objekt, den Hydrophilusmuskeln, zurück, welche nach der Entfernung aus dem Körper noch Kontraktionserscheinungen in Form von Wellen zeigen, die von Zeit zu Zeit spontan über die Faser ablaufen. Dieser vitale Prozess wird allerdings durch die Isolierung der Fasern, welche zur Gewinnung brauchbarer Photogramme unerlässlich ist, stark geschädigt, und es ist sehr viel Geduld nötig, um gute Präparate zu bekommen.

Es wäre daher in mehrfacher Hinsicht von großem Vorteil gewesen, Objekte ausfindig zu machen, welche schon innerhalb des lebenden Körpers isolierte, zur photographischen Abbildung ohne weiteres geeignete Muskelfasern besitzen. Ein solches Objekt ist z. B. die wegen ihrer Durchsichtigkeit berühmte *Corethra*-Larve. Allein die damit angestellten, im übrigen gelungenen Versuche zeigten bei 200facher Vergrößerung eine so geringe Höhe der Querstreifen, dass Einzelheiten nicht mit Sicherheit festzustellen sind. Aus diesem Grunde sind meine Untersuchungen auf *Hydrophilus* beschränkt. Wenn wir auch nicht annehmen dürfen, dass das an diesen Fasern auftretende Wellenspiel mit dem Kontraktionsvorgang der Muskeln im lebenden Tiere identisch ist, so ist doch keine Frage, dass es der Ausdruck eines vitalen Prozesses ist, der uns zur Annahme berechtigt, dass wir lebensfähige Muskeln vor uns haben und dass die Einzelheiten der Struktur, welche wir an diesen Fasern wahrnehmen, sich von den im lebenden Körper vorhandenen nicht oder nicht wesentlich unterscheiden.

Die an den Photogrammen der lebenden Fasern erkennbare Struktur lässt sich am einfachsten und anschaulichsten beschreiben, wenn man von einem Schema ausgeht, welches die wesentlichen Bestandteile der Faser in einer von den meisten Autoren anerkannten Anordnung zeigt:

Der Inhalt der elastischen Hülle der Faser, des Sarkolemms, besteht, von den Kernen abgesehen, aus einer plasmatischen Substanz, dem Sarkoplasma, in welches der Länge nach sehr dünne Faden einer andersartigen Substanz, die sogen. Fibrillen, eingelagert sind; sie unterscheiden sich von der plasmatischen Substanz durch stärkere Lichtbrechung im gewöhnlichen, durch Doppelbrechung im polarisierten Licht, haben aber noch das Besondere, dass sie nicht durchweg gleichartig, sondern selbst wieder aus zwei optisch verschiedenen Teilen zusammengesetzt sind, die regelmäßig miteinander abwechseln, nämlich aus längeren Teilen stärker, bezw. doppeltbrechender Substanz und kürzeren, weniger stark bezw. einfach brechender Substanz.

Auf dem Querschnitt betrachtet müssten demnach die Fibrillen als Punkte oder kleine Kreise innerhalb des homogenen Sarkoplasmas zum Vorschein kommen.

Bei der Einlagerung der Fibrillen in die plasmatische Substanz zeigt sich die weitere, schwer verständliche Erscheinung, dass die doppeltbrechenden Abschnitte der Fibrillen mit denen der Nachbarfibrillen jeweils in Ebenen liegen, welche senkrecht auf der Längsachse der Faser stehen; desgleichen die einfach brechenden Abschnitte.

Durch diese Art der Lagerung entsteht das wichtigste histologische Merkmal der Skelettmuskelfaser: die Querstreifung, bestehend in dem regelmäßigen Wechsel der stark, im polarisierten Licht doppeltbrechenden Schichten Q und der schwächer bezw. einfach brechenden Schichten J.

Die Muskelfaser ist also in zwei aufeinander senkrechten Richtungen gegliedert:

1. Der Länge nach, wodurch die Faser in Fibrillen zerfällt,
2. der Quere nach, wodurch sie in Scheiben zerfällt.

Vergleichen wir nun das Schema mit der Wirklichkeit, so müssen wir aus der großen Zahl der mannigfaltigen uns hier entgegentretenden Bilder zunächst diejenigen zur Betrachtung auswählen, welche von den ruhenden Abschnitten ganz frischer Fasern mit wohlausgebildeten Kontraktionswellen herrühren.

Ferner ist es zweckmäßig, bei der Beschreibung vom Bilde auszugehen, welches die Fasern im polarisierten Licht zwischen gekreuzten *Nikols* zeigen, weil dieses einfacher ist als das im natürlichen Licht erzeugte; denn im polarisierten Licht kommen nur die doppelbrechenden Elemente zur Abbildung, während die einfach brechenden Teile ausgelöscht sind. An diesen Bildern wollen wir zunächst die im Schema geforderte Gliederung in der Längs- und in der Querrichtung aufsuchen.

Für die Präexistenz der Fibrillen in der lebenden Faser spricht zunächst die an den Bildern meist deutlich sichtbare Längsstreifung: die hellen Scheiben Q der doppelbrechenden Substanz sind durch feine dunkle Linien in Stäbchen gespalten; diese dunklen Linien sind allerdiugs nicht ganz regelmäßig auf den Querscheiben verteilt (die Stäbchen also nicht überall gleich dick) und verschwinden an der einfach brechenden Substanz. Dass wir uns aber doch die Fibrillen in Form von feinsten Faden durch die Faser verlaufend zu denken haben, dafür sprechen folgende weitere Befunde:

1. In frisch präparierten Muskeln trifft man bisweilen kontraktionsfähige Fasern, in welchen die Querstreifung undeutlich oder verschwunden, die Längsstreifung aber mit um so größerer Deutlichkeit sichtbar ist. In diesen Bildern erscheinen die Fibrillen als homogene, durchweg doppelbrechende, auf große Strecken deutliche, parallel gelagerte Faden.

2. Bei den braunen Flügelmuskeln der Insekten, welche den Gliedermuskeln prinzipiell gleich gebaut sind, zerfällt auch die frische Faser beim Zerzupfen mit Nadeln leicht in Fibrillen.

3. Aber auch an Wirbeltiermuskeln kann man unter Umständen etwas ähnliches beobachten. Cohnheim gibt nämlich an, dass ihm der Versuch, Längsschnitte aus gefrorenen Muskeln herzustellen, misslungen sei, weil sich aus der auftauenden Fläche gewulstete Massen hervor- und durcheinander schieben.

4. Dass man bei geeigneter Fixierung aus allen Muskeln Fibrillen isolieren kann, ist bekannt; dass sie auch auf dem Querschnitt nachweisbar sind, soll unten gezeigt werden; doch möchte ich dem an fixierten Präparaten erhobenen Befunden keine entscheidende Bedeutung beimessen, glaube aber, dass die an frischen Fasern gewonnenen Beobachtungen als Beweis für die Präexistenz der Fibrillen genügen.

Dieses Ergebnis verlangt, dass wir uns die Fibrillen der lebenden Fasern durch eine von ihnen verschiedene Substanz (Sarkoplasma) getrennt vorstellen, wie es das Schema vorschreibt.

Die Querstreifung: Die im Schema gemachte Annahme, dass die gleichnamigen Abschnitte der Fibrillen jeweils in einer zur Längsachse senkrechten Ebene liegen, finden wir an der lebenden Faser vollkommen bestätigt. An denjenigen Fasern, welche die stärksten Kontraktionswellen zeigen, ist die dadurch entstehende Querstreifung sehr einfach, nämlich derart, dass hohe doppelbrechende Schichten (Q) mit sehr niederen, einfach brechenden (J) abwechseln. Der Quotient $\frac{J}{Q}$ ist im Mittel 0,2. Dabei erscheinen die Stäbchen der Schicht Q meist homogen.

Halten wir die geschilderten Befunde mit unserem Schema zusammen, so müssen wir die Übereinstimmung als eine sehr gute bezeichnen: Den wesentlichen Teil der Faser bilden feinste fadenförmige Gebilde, die regelmäßig aus zwei optisch verschiedenen Abschnitten zusammengesetzt sind. Aus der oben erwähnten Tatsache, dass die Fibrillen der ganzen Länge nach doppelbrechend werden können, müssen wir aber schließen, dass diese Abschnitte nicht fest gegeneinander abgegrenzte Gebilde darstellen, sondern Modifikationen derselben Substanz, die mit inneren Zuständen des Muskels wechseln und ineinander übergehen können, eine Meinung, die schon von Kölliker ausgesprochen worden ist.

Die Übereinstimmung erstreckt sich aber nicht auf alle frisch untersuchten Fasern; bei vielen findet man mehr oder weniger starke Abweichungen; die geringste besteht darin, dass die die Scheibe Q bildenden Stäbchen nicht mehr homogen erscheinen, sondern 2—3 perlenartige Anschwellungen zeigen. Häufig wird das Bild dadurch etwas komplizierter, dass die am Ende des Stäbchens sitzende Perle in die einfach brechende Schicht J hereingerückt erscheint; die Zwischenschicht Z der Autoren hat sich gebildet.

In ganz seltenen Fällen endlich findet man diese Zwischenschicht noch von den Stäbchen Q durch eine niedere, schwach doppelbrechende Schicht getrennt: die Nebenscheibe der Autoren.

Als weitere Abweichungen vom Schema seien genannt: Der Verlust der Längs- oder der Querstreifung bei Fasern, welche

noch Kontraktionswellen zeigen, wenn auch weniger kräftige und in unregelmäßiger Weise verlaufende.

Den Verlust der Längsstreifung sieht man am häufigsten an Fasern, an welchen die die Schicht Q bildenden Stäbchen die genannten perlenartigen Anschwellungen zeigen; diese Perlen sind dann zu Querlinien verschmolzen, so dass die Schicht Q aus drei parallelen doppelbrechenden Linien besteht.

Bei dem schon oben erwähnten Verlust der Querstreifung ist die Längsstreifung immer sehr deutlich; so dass solche Fasern als Beweis für die Präexistenz der Fibrillen angeführt werden konnten.

Mit diesen Änderungen des typischen Bildes geht regelmäßig eine relative Änderung der Höhen der Schichten Q und J einher. Während der Quotient $\frac{J}{Q}$ an den Fasern, welche mit dem Schema übereinstimmen, 0,2 beträgt, wächst er an den abweichenden Fasern bis auf 1,0 und darüber.

In diesen Erscheinungen zeigt sich die große Labilität in der Struktur der überlebenden Fasern, welche auch schon von anderen Autoren hervorgehoben worden ist.

Sucht man sich nun Rechenschaft darüber zu geben, unter welchen Umständen das eine oder andere der verschiedenen Bilder entsteht, so lässt sich folgendes darüber aussagen: Betrachtet man die Lebhaftigkeit der Wellenbildung als Maßstab für die inneren Zustände der Muskelfasern der Art, dass man in denjenigen Fasern, welche das lebhafteste Wellenspiel zeigen, einen dem normalen nahekommenden inneren Zustand annimmt, die abnehmende Intensität des Wellenspiels aber als Absterbeerscheinung betrachtet, so lassen sich die verschiedenen Bilder der Fasern im Ruhezustand folgendermaßen gruppieren: Beim lebhaftesten Wellenspiel finden wir die einfachste Form der Querstreifung; bei abnehmender Stärke der Wellen zeigt sich die Inhomogenität der Stäbchen Q und bisweilen die Zwischenschicht Z. Eine Nebenscheibe habe ich an Fasern mit Kontraktionswellen überhaupt nicht gesehen, sondern nur nach Zusatz von sogen. Konservierungsflüssigkeiten zu frischen Fasern. Außerdem war die Zwischenschicht Z nach starker künstlicher Dehnung der Faser zu beobachten, doch ist unsicher, wie viel in diesem Fall auf den Einfluss der Dehnung, wie viel auf den der Zeit und der Präparation zurückzuführen ist.

Die bisher mitgeteilten Befunde sind bei der Beobachtung der Fasern im polarisierten Licht zwischen gekreuzten *Nikols* erhoben; sie lassen sich aber in allen wesentlichen Punkten bei der Untersuchung im gewöhnlichen Licht bestätigen, nur liefert hier auch die Schicht J ein Bild, welches als homogener oder gekörnter Querstreifen erscheint.

Meine Untersuchungen über den Kontraktionsvorgang sind ausschließlich an den spontan auftretenden Muskelwellen von *Hydrophilus*-Fasern angestellt. Diese Wellen haben eine wechselnde Höhe, umfassen gleichzeitig 10—60 Scheiben und zeigen eine Fortpflanzungsgeschwindigkeit, die, mit Hilfe der kinematographischen Aufnahmen gemessen, einen mittleren Wert von 0,1 mm Sek. hat.

Die augenfälligste Strukturänderung, welche diese Wellen zeigen, besteht darin, dass die Höhe der Muskelscheiben abnimmt und die Querstreifung trotz der Abnahme der Fachhöhen deutlicher wird, und zwar sowohl im polarisierten als im gewöhnlichen Licht. In keiner Phase der Kontraktion ist ein sogen. Umkehrungsstadium zu sehen, in welchem die Querstreifung verschwände.

Das Deutlicherwerden der Querstreifung ist auf zwei Ursachen zurückzuführen:

1. Auf eine Festigung im inneren Gefüge der Scheiben, auf welche wir aus folgender Erscheinung schließen müssen: Im ruhenden Abschnitt sind die Querscheiben häufig nicht vollkommen eben und stehen auch nicht immer senkrecht auf der Verkürzungsrichtung der Faser. Mit dem Eintritt der Kontraktion aber bilden die Scheiben ebene Flächen, die senkrecht zur Verkürzungsrichtung stehen. Dadurch werden sie parallel zur optischen Achse gestellt und die Querstreifung deutlicher.

2. Noch mehr wird dies bewirkt durch die Änderungen in der Struktur und in der relativen Höhe der Schichten:

Die Änderung der Struktur besteht darin, dass die Stäbchen der doppelbrechenden Schichten Q kürzer und dicker werden. Dabei bleibt die Längsstreifung in den meisten Fällen erhalten, in manchen Fällen wird sie undeutlich, selten bis zum Verschwinden. Die einfach brechenden Schichten J der ruhenden Faser werden bei der Kontraktion im gewöhnlichen Licht untersucht homogen und stark glänzend und führen nun den Namen Kontraktionsstreifen C; die verkürzte doppelbrechende Schicht wird mit Q_1 bezeichnet.

Wichtig ist nun die mit der Kontraktion eintretende Änderung der relativen Schichtenhöhe, welche darin besteht, dass die Höhe der doppelbrechenden Schicht ab-, die der einfach brechenden aber zunimmt. An wohlausgebildeten Wellen sind nämlich durchschnittlich die Quotienten $\frac{Q_1}{Q} = 0{,}4$; $\frac{C}{J} = 1{,}2$.

Andere Werte findet man bei den seichten Wellen absterbender Fasern, in deren ruhendem Teil, wie oben erwähnt, die einfach brechende Schicht J relativ hoch geworden ist: Hier erfolgt die Höhenabnahme mehr auf Kosten der einfach brechenden als der doppelbrechenden Substanz, so dass die obigen Quotienten etwa folgende Werte annehmen: $\frac{Q_1}{Q} = 0{,}9$; $\frac{C}{J} = 0{,}5$.

Interessant ist ferner die Beobachtung der oben genannten atypischen Fasern, welche im Ruhezustande der Querstreifung entbehren; auch über solche sieht man gelegentlich Kontraktionswellen ablaufen. In den meisten Fällen tritt dann im Muskelbauch die vorher fehlende Querstreifung ein und die Höhen der Scheiben sind etwa dieselben wie bei normalen Fasern; manchmal trifft man hier eine auffallend enge Querstreifung. Es kommt aber auch vor, dass bei diesen atypischen Fasern selbst im Wellenbauch eine Querstreifung nicht auftritt, sondern nur die Längsstreifung durch alle Phasen der Kontraktion erhalten bleibt: eine, wenn auch abnorme, so doch für die Beurteilung der Vorgänge im Muskel nicht unwichtige Erscheinung.

Fassen wir das Wesentliche der an den typischen Fasern beobachteten Erscheinungen zusammen, so besteht der Kontraktionsvorgang in einer weitgehenden Veränderung der Zusammensetzung und räumlichen Verteilung der optisch verschiedenen Massen des Sarkolemminhalts. Das Volum der doppelbrechenden Substanz scheint ab-, das der einfach brechenden zuzunehmen (berechnet unter der Voraussetzung, dass der Faserquerschnitt im ruhenden und kontrahierten Teil zylindrisch sei). Genaue Messungen der Volumina lassen sich indessen nicht anstellen, einerseits, weil jene Voraussetzung kaum je genau erfüllt sein dürfte, andererseits, weil wir etwa eintretende Verschiebungen der optisch verschiedenen Substanzen nicht kennen. So z. B. lässt sich aus den vorliegenden Bildern nicht entnehmen, ob die Verwandlungen nur in den Fibrillen vor sich gehen und das Sarkoplasma jeweils nur die neuen Formen der Zwischenräume ausfüllt, oder ob es sich aktiv an der Formänderung beteiligt, indem es Verbindungen mit den Fibrillen oder Abschnitten derselben eingeht oder von ihnen aufgenommen wird.

Diese und ähnliche Fragen lassen sich mit den vorliegenden Objekten und Methoden nicht entscheiden. Ich habe mich daher entschlossen, Untersuchungen an Querschnitten vorzunehmen und zu diesem Zweck auch fixiertes Material zu benützen, obwohl dies ursprünglich nicht im Plane der Arbeit lag.

Die Durchsicht der Literatur über die Struktur der Muskelfaser zeigt, dass nicht allein zwischen verschiedenen Autoren die Widersprüche zahlreich und auffallend stark sind, sondern dass auch derselbe Autor mit derselben Methode in vielen Fällen verschiedene und widersprechende Ergebnisse erhält. Als Beleg führe ich einige Beispiele an aus den Arbeiten eines unserer angesehensten Autoren, nämlich Rollet's:

1. Bei der Fixierung der Muskeln in Alkohol erhält man gewöhnlich einen Zerfall der Faser in Fibrillen, bisweilen

aber auch in Scheiben; der Erfolg ist nicht vorher zu sehen und hängt nicht von der Stärke des Alkohols ab.

2. Beim Scheibenzerfall in Alkohol teilt sich die Faser nicht stets in derselben Schichte, vielmehr unterscheidet Rollet drei Arten des Scheibenzerfalls.
3. Auch beim Scheibenzerfall unter Säurewirkung treten zwei verschiedene Formen auf, deren Eintritt sich nicht vorhersagen lässt.
4. Das Vorhandensein oder Fehlen der sogen. Nebenscheiben ist einem großen und anscheinend ganz regellosen Wechsel unterworfen.
5. Ähnlich steht es mit der Hensen'schen Linie.
6. Ebenso mit dem Auftreten der Festons (Runzeln des Sarkolemms).
7. Bei der Vergoldung der Fasern färben sich meistens die Muskelsäulchen weiß, das Sarkoplasma rot; bisweilen aber ist die Färbung gerade umgekehrt, so dass sich die Bilder wie Positiv und Negativ zu einander verhalten, und zwar kommen solche Bilder nebeneinander im gleichen Muskelstückchen vor!
8. Selbst an der kontrahierten Faser, die eine weit weniger wechselnde Struktur zeigt als die ruhende, kann der nach einer Methode erhobene Befund durch eine andere in sein Gegenteil verwandelt werden: So erscheinen die Kontraktionsstreifen C in der Regel als „glatte dunkle Streifen, an welchen auch mit den stärksten Vergrößerungen keine Längsstreifung zu entdecken ist". „Die Homogenisierung der Streifen C ist aber nur eine scheinbare"; denn Säurebilder zeigen, „dass der Zusammenhang der Sarkoplasmamasse in allen Phasen der Kontraktion durch die arimetabolen Schichten hindurch in typischer Weise erhalten bleibt".

Welche Methode gibt nun das richtige Bild, diejenige, welche mehr Einzelheiten liefert oder die andere? Wie soll man hier zu einer Entscheidung und zu einer klaren Vorstellung kommen?

Der einzig mögliche Weg scheint im Vergleich der fixierten Faser mit der überlebenden zu bestehen: Nur diejenige Fixierungsmethode ist brauchbar, welche der überlebenden Faser ähnliche Bilder liefert. Das missliche besteht aber darin, dass dieselbe Methode bald übereinstimmende, bald abweichende Bilder liefert, so dass nichts übrig bleibt, als eine Auswahl unter den nach derselben Methode hergestellten Präparaten zu treffen. Ferner kann ein Vergleich der fixierten mit der frischen Faser nur in der Längenansicht durchgeführt werden, da von der lebenden Faser Querschnitte nicht herzustellen sind. Es wird zwar angegeben, dass man an der frischen Faser den optischen Querschnitt be-

obachten könne, ich habe aber auf diese Weise keine Bilder von genügender Schärfe erhalten. Kommt es daher, wie im vorliegenden Fall, wesentlich auf die Untersuchung des Querschnittes an, so muss doch beim Vergleich der Umweg über den Längsschnitt genommen und es dürfen Querschnittsbilder nur dann als brauchbar angesehen werden, wenn die Längsschnittsbilder derselben Fasern mit denen der frischen im wesentlichen übereinstimmen.

Bei der Auswahl der Methoden beschränkte ich mich nach Erprobung verschiedener auf die einfachsten: Fixierung in Alkohol und Färbung mit Hämatoxylin.

Da das polarisierte Licht an ungefärbten Präparaten das beste Hilfsmittel zur Differenzierung der Bestandteile auf dem Längsschnitt ist und das Hämatoxylin die doppelbrechenden Teile der ruhenden Faser färbt, so entsteht die wichtige Frage, ob Doppelbrechung und Färbbarkeit einander stets parallel gehen; sie ist für die Untersuchung des Querschnittes wichtig, weil auf diesem der polarisierte Lichtstrahl keine Differenzierung hervorbringt. Leider ist diese Frage nicht einfach zu beantworten: nach meiner Erfahrung ist an denjenigen fixierten Fasern, welche in ihrem Bau mit der typischen überlebenden übereinstimmen, die doppelbrechende Substanz sowohl im Stadium der Ruhe, als auch der Kontraktion in Hämatoxylin färbbar. Weicht dagegen die fixierte Faser in ihrer Struktur von der typischen ab, z. B. durch Auftreten von Nebenscheiben, einer Körnerschicht, einem Übergangsstadium u. dgl., so unterscheidet sich das gefärbte Bild wesentlich von dem im polarisierten Licht entstehenden.

Eine fixierte Muskelfaser ist nun unter allen Umständen, auch wenn ihr Bild mit dem der überlebenden im wesentlichen übereinstimmt, von dieser auf den ersten Blick zu unterscheiden; an der fixierten heben sich die Fibrillen weit schärfer gegen das Sarkoplasma ab als dies an der lebenden der Fall ist, ein Unterschied, der auch schon von anderen Autoren hervorgehoben worden ist; im übrigen können die Bilder im wesentlichen übereinstimmen, abgesehen davon, dass bei der fixierten Faser die Höhe der einfach brechenden Schicht J stets etwas größer ist als an der typischen, frischen; diese Abweichung kann so weit gehen, dass der Quotient $\frac{J}{Q} = 1$ wird, während er an der überlebenden Faser = 0,2, höchstens 0,3 ist.

Die häufigste Abweichung vom Bild der überlebenden Faser, welche ich an fixierten gesehen habe, besteht darin, dass zwischen je zwei Schichten Q eine Körnerschicht auftritt, die an Höhe der Schicht Q gleich ist oder sie etwas übertrifft; sie entsteht dadurch, dass in den Fibrillen zwischen den Schichten Q schwach doppelbrechende, aber stark färbbare Punkte auftreten, welche in den

einzelnen Fibrillen nicht genau dieselbe Höhe haben; manchmal aber sind diese Körner so verteilt, dass das Bild der Zwischen- und Nebenscheiben entsteht.

Zur Untersuchung der Struktur kontrahierter Fasern habe ich z. T. die in fixierten Muskeln ab und zu vorkommenden Kontraktionswellen benützt, teils Muskeln, welche während eines künstlichen Tetanus mit Alkohol fixiert waren. In beiden Fällen fand ich verschiedene Bilder, die ich als die der typischen und der atypischen Kontraktion unterscheiden will: Die typischen stimmen in ihrem Bau mit den Kontraktionswellen der überlebenden Fasern überein; die doppelbrechende Schicht Q ist breiter und niedriger geworden und hat ihre Färbbarkeit behalten; die einfach brechende Schicht ist gleichfalls etwas niedriger und nicht färbbar. Hierin liegt allerdings ein Unterschied gegen die überlebende Faser, in welcher die einfach brechende Substanz bei der Kontraktion höher wird.

Die atypische Form der Kontraktion findet sich bei den Fasern mit Körnerschicht: Diese verschmilzt der Quere nach zu einem homogenen stark färbbarem Streifen, während die zwischenliegende Schicht Q niedriger wird und ihre Färbbarkeit verliert.

Kurz erwähnen will ich noch, dass die Kerne, welche in den erschlafften Teilen der Faser länglich sind, mit der langen Achse in der Verkürzungsrichtung, an den kontrahierten Stellen rund oder platt werden mit der langen Achse in der Querrichtung. Die Frage, ob diese Veränderung auf einem aktiven oder passiven Vorgang beruht, lässt sich nicht kurz beantworten und soll daher hier nicht erörtert werden.

Der Vergleich der fixierten mit der überlebenden Faser führt also zu dem Ergebnis, dass die Fibrillen bei der Fixierung nicht verschmelzen, sondern im Gegenteil schärfer gegen das Sarkoplasma differenziert erscheinen, als in der frischen Faser. Wählt man nun unter den fixierten Präparaten solche Muskeln aus, welche in der Längenansicht im wesentlichen mit den frischen übereinstimmen, so ist man zu der Annahme berechtigt, dass auch ihre Querschnittsbilder von denen der lebenden Fasern nicht wesentlich abweichen.

Auf solchen Querschnitten erscheinen nun die Fibrillen als gefärbte einzeln sichtbare Punkte, welche durch eine homogene nicht färbbare Substanz voneinander getrennt sind; die Differenzierung der Fibrillenquerschnitte ist eine so scharfe, dass eine Zählung derselben möglich ist. Dabei ergibt sich, dass auf den Quadratmillimeter $^1/_2$ bis 1 Million Fibrillen kommt (bei den braunen Flügelmuskeln von Hydrophilus nur etwa 200). Auffallend ist an den Bildern der Mangel der Cohnheim'schen Felder.

Nach der Schilderung Cohnheim's sieht man auf dem Querschnitt scharfkantige, polygonale Felder, welche durch sehr feine

gerade Linien begrenzt sind und nirgends auch nur eine abgerundete Ecke zeigen. Solche Bilder hat Cohnheim durch Herstellung von Querschnitten aus frischen gefrorenen Muskeln erhalten, welche er in verschiedenen Salzlösungen, die bis zu 4 % des Salzes enthielten, oder auch in destilliertem Wasser auftaute. Da nun bekannt ist, dass frische Muskeln durch Zusatz von Salzlösungen, selbst von isotonischen, ganz wesentlich in ihrer Struktur beeinflusst werden, so ist nicht wahrscheinlich, dass die Cohnheim'schen Querschnitte mit denen der lebenden Fasern übereinstimmen. Ausserdem hat Kölliker nachgewiesen, „dass die Cohnheim'sche Mosaik am ganz frischen nicht befeuchteten Muskelquerschnitte beim Frosche nicht sichtbar ist.“ Die Cohnheim'schen Felder entstehen also bei der Einwirkung von Reagentien auf den natürlichen Muskelquerschnitt, ihre Präexistenz in der lebenden Faser ist nicht erwiesen. Dazu kommt, dass die späteren Autoren die Cohnheim'schen Felder wesentlich anders abbilden und schildern als Cohnheim selbst; so sind sie bei Rollet nicht eckige, sondern rundliche Felder, die nicht durch feine Linien, sondern durch breite Sarkoplasmastränge voneinander getrennt sind.

Ein weiterer, im Bilde der Cohnheim'schen Felder auftretender Missstand besteht darin, dass man sich dieselben aus Fibrillen zusammengesetzt vorstellen muss, dass in den Feldern selbst aber „auch bei den stärksten Vergrößerungen keine weitere Differenzierung wahrzunehmen“ ist.

Bei meinen Bildern sind dagegen Längs- und Querschnitt in guter Übereinstimmung. Es erscheint mir daher die Annahme nicht haltbar zu sein, dass die Fibrillen im Muskel zu Bündeln, den sogen. Muskelsäulchen vereinigt liegen, welche auf dem Querschnitt als Cohnheim'sche Felder zum Vorschein kommen sollen; vielmehr stelle ich mir die Fibrillen im ruhenden Muskel gleichmäßig im Sarkoplasma verteilt vor.

Nun finden sich allerdings in meinen Querschnitten auch Bilder, welche den Cohnheim'schen Feldern des Rollet'schen Typus ähnlich sind, aber nicht in den Fasern ruhender Muskeln. Untersucht man nämlich Muskeln, welche während eines künstlichen Tetanus fixiert worden sind, so zeigt ihr Längsschnitt Bilder, welche teils ruhenden teils kontrahierten Fasern entsprechen, teils mehr oder weniger atypische, im lebenden Muskel nicht zu beobachtende Übergangsformen darstellen. An den Querschnitten solcher Präparate findet man nun verschiedenartige Bilder, deren Deutung insofern etwas willkürliches hat, als es nicht möglich ist, die einen bestimmten Querschnitt liefernde Faser auf dem Längsschnitt wieder aufzufinden.

Die stärkste Abweichung vom Querschnitt der ruhenden Faser besteht darin, dass die färbbare Substanz nicht mehr in Form ein-

zelner Punkte in der ungefärbten verteilt ist, sondern dass sie eine zusammenhängende, den Leberzellenbalken vergleichbare Masse bildet, in welcher kleinere, rundliche oder längliche Inseln ungefärbter Substanz, welche den Blutkapillaren der Leber entsprechen würde, regelmäßig verstreut liegen. Die gefärbten Balken sind wahrscheinlich durch Verschmelzung der Fibrillen entstanden; denn gewöhnlich findet man im gleichen Querschnitt eine Reihe von anderen Bildern, welche Übergänge zwischen den beschriebenen darstellen; zu diesen rechne ich zunächst den Rollet'schen Typus der Cohnheim'schen Felder, der dadurch entsteht, dass 4—6 Fibrillen sich zusammenlegen und soweit verschmelzen, dass man eben noch die Zusammensetzung des Feldes aus einzelnen Fibrillen erkennen kann. Ein weiteres Übergangsstadium besteht darin, dass eine Anzahl von Fibrillengruppen oder Feldern sich wieder zu unregelmäßig geschwungenen Linien oder Balken verbindet, wobei die Masse der färbbaren Substanz zu-, die der ungefärbten abnimmt.

Da sich solche Bilder nur auf Querschnitten kontrahierter Fasern finden, so ist die wahrscheinlichste Deutung die folgende: bei der Kontraktion ändert sich die räumliche Beziehung zwischen Fibrillen und Sarkoplasma derart, dass die Zwischenräume zwischen den Fibrillen abnehmen, mitunter bis zur Verschmelzung der letzteren. Ob die Annäherung der Fibrillen nur durch eine Verdickung der doppelbrechenden Substanz entsteht unter gleichzeitiger Verdrängung von Sarkoplasma in die einfach brechende Schicht oder auf einer Volumvermehrung der doppelbrechenden Substanz durch Aufnahme von Flüssigkeit aus der Umgebung, lässt sich vorläufig nicht entscheiden.

Viel schwerer zu beurteilen ist das Verhalten der einfach brechenden Substanz, welche auf Grund der Längsschnittsbilder keine Verkürzung, sondern im Gegenteil eine Vergrößerung der Schichtenhöhe zeigt. Zur Klärung der in dieser Schicht ablaufenden Vorgänge wäre erforderlich, Querschnitte herzustellen, welche ausschließlich diese Schicht, abgelöst von den angelagerten doppelt brechenden, enthielten. Das ist aber wohl technisch unmöglich. Man hat daher vorläufig keine Vorstellung, wie sich in dieser Schicht die Fibrillenglieder gegeneinander und gegen das umgebende Sarkoplasma verhalten.

Schließlich sei ausdrücklich bemerkt, dass man von den am fixierten Material gewonnenen Bildern trotz der oben genannten Kontrolle nicht den Grad der Naturtreue erwarten darf, wie bei den vom frischen Material stammenden, weil der Einfluss der Fixierung ein wechselnder ist; insbesondere haftet den Querschnitten eine gewisse Unsicherheit an, solange es nicht möglich ist, den

Querschnitt der fixierten Faser mit dem der lebenden zu vergleichen.

Soweit die histologischen Befunde.

Will man sich auf Grund derselben eine anschauliche Vorstellung von der Art des Gefüges verschaffen, so kommt man auf die Frage nach dem Aggregatzustand der kontraktilen Substanz, welche bisher fast ausschießlich auf Grund theoretischer Vorstellungen über gewisse Eigenschaften des Muskelgewebes beantwortet worden ist. Ich will diese Darstellungen nicht vermehren, sondern hier nur einige Tatsachen besprechen, welche Anhaltspunkte zu Beurteilung der Frage enthalten:

1. Die berühmte Schilderung von Kühne, der eine lebende Nematode in einer Muskelfaser beobachten konnte, kann in verschiedener Weise gedeutet werden; ich sehe mit Henle und Engelmann das Wesentliche der Beobachtung darin, dass die Struktur der kontraktilen Substanz durch die schwimmenden Bewegungen des Tieres nicht gestört wurde. Der nächstliegende Schluss auf den Aggregatzustand ist dann der, dass die Fibrillen feste elastische Fäden darstellen, welche durch die Bewegungen des Wurmes zur Seite gedrängt wurden und nach dem Aufhören der deformierenden Kraft in die Ruhelage zurückkehrten.

2. Ich selbst habe die fragliche Natur des Aggregatzustandes durch folgendes Experiment festzustellen versucht: Wenn die kontraktile Substanz flüssig ist, muss sie sich unter dem Einfluss der Schwere in der elastischen Hülle des Sarkolemms bei vertikaler Stellung senken. Nun kann allerdings die Senkung durch Kapillarkräfte verhindert werden, die in dem engen Lumen der Schläuche wirksam sind; könnte man die Schwerkraft steigern, so müsste man an einen Punkt kommen, an welchem die Kapillarkräfte durch die Schwerkraft überwunden werden und der Schlauchinhalt sich senkt. Ich habe nun in mehreren Versuchen die Schwerkraft durch die Zentrifugalkraft ersetzt, d. h. frische Muskeln auf eine Zentrifuge gebracht, welche pro Minute 1200 bis 1400 Umdrehungen macht und einen Durchmesser von 48 cm besitzt. In den Versuchen wurden die beiden Hinterbeine eines frisch getöteten Frosches in gespreizter Stellung auf ein Stäbchen gebunden und derart in die Zentrifuge gelegt, dass die Kraft auf das rechte und linke Bein in entgegengesetzter Richtung einwirkte. Nachdem sie in dieser Weise eine Viertelstunde lang der Zentrifugalkraft ausgesetzt waren, wurden sie mit Hilfe einer an der Zentrifuge angebrachten Vorrichtung mit Alkohol übergossen, ohne dass der Kreisel angehalten oder seine Geschwindigkeit verändert worden wäre. Nach einer weiteren halben Stunde wurde die Zentrifuge angehalten und die Muskeln, die inzwischen schon starr geworden waren, zur völligen

Erhärtung in frischen Alkohol gelegt. Bei der Präparation findet man keine Anhäufung der kontraktilen Substanz in den von der Achse des Kreisels entfernteren Teilen der Muskeln; macht man Querschnitte durch dieselben Muskeln des rechten und linken Beines, so sind diese in gleicher Entfernung von der Symphyse gleich. Die kontraktile Substanz widersteht also der in dem Kreisel herrschenden außerordentlich starken Zentrifugalkraft.

Auch dieser Versuch gibt keine endgültige Entscheidung; dies wäre nur der Fall, wenn er possitiv ausgefallen wäre; dann müssten wir den Aggregatzustand als flüssig bezeichnen; beim negativen Ausfall des Versuchs kann man immer noch annehmen, dass die Zentrifugalkraft geringer war als die kapillaren Kräfte, welche die kontraktile Substanz im Sarkolemmschlauch festhalten und kann die Entscheidung weiteren quantitativen Untersuchungen überlassen. Immerhin ist wichtig, dass durch eine Kraft, welche etwa den 400fachen Wert der Schwerkraft besitzt, die kontraktile Substanz im Sarkolemmschlauch nicht aus ihrer Gleichgewichtslage verschoben wird.

3. Gegen den flüssigen Aggregatzustand scheint mir entschieden die folgende mikroskopische Beobachtung zu sprechen. Verletzt man bei der Präparation mit einem scharfen Instrument eine frische Faser, derart, dass etwa die Hälfte des Schlauches durchschnitten wird, so tritt vom Inhalt nichts aus; es verliert vielmehr nur die Faser auf der verletzten Hälfte ihre Struktur, während die andere Hälfte die normale Querstreifung behält (Photogramm).

Diese Tatsachen sind alle leicht zu verstehen, wenn man die Fibrillen als feste elastische Fäden betrachtet; immerhin bleibt auch dann noch manches unklar, vor allem die Bildung der Querscheiben durch die gleichnamigen Fibrillenglieder. Betrachtet man die Fibrillen als relativ selbständige Fäden, welche durch Sarkoplasma getrennt sind, so bleibt zur Erklärung der Einhaltung der gleichmäßigen Länge und der gesetzmäßigen Lage der einzelnen Glieder nur die auch von früheren Autoren schon aufgestellte Annahme von Querverbindungen übrig. Von tatsächlichen Belegen für diese Annahme kann angeführt werden: Die Sichtbarkeit von Querlinien in der einfach brechenden Schicht an überlebenden Fasern im gewöhnlichen Licht; desgleichen an fixierten Fasern; ferner die an letzteren häufig auftretenden sogen. Tonnengewölbe des Sarkolemms sowie die Möglichkeit, die einfach brechende Schicht in Form einer Querleiste durch Präparation darzustellen.

Der Annahme von Querverbindungen stellen sich aber auch Schwierigkeiten entgegen; hierher gehört die Tatsache, dass die Querstreifung an frischen Fasern auch im Ruhezustande verschwinden und wieder auftreten kann; ferner die von mir beobachtete Ver-

änderlichkeit der Fachhöhen während des Absterbeprozesses beim Auftreten der Zwischen- und Nebenscheiben.

Um diese und einige andere Tatsachen ohne Widerspruch in der Vorstellung zu vereinigen, scheint mir die Aufstellung eines neuen Begriffes unerlässlich: des Begriffs der funktionellen Verbindungen; darunter verstehe ich solche, welche mit bestimmten funktionellen Zuständen des Muskels auftreten und unter anderen verschwinden.

Mit diesem Begriff können wir die verschiedenen Bilder des ruhenden Muskels verstehen; noch mehr aber scheint mir seine Aufstellung gerechtfertigt bei Heranziehung der Bilder und Eigenschaften des kontrahierten Muskels: Die Verstärkung und Neubildung von Querverbindungen in diesem wird durch die Bilder der Längs- und der Querschnitte des Muskels gefordert, ferner durch den Verlust der Spaltbarkeit der Muskelfaser in der Längsrichtung an der kontrahierten Stelle. Nimmt man die funktionelle von Ad. Fick beobachtete Tatsache hinzu, dass die Kraftleistung des Muskels in der Querrichtung von derselben Größenordnung ist, wie in der Längsrichtung, so kommt man zur Vorstellung, dass beim Kontraktionsprozess eine bedeutende Festigung im Gefüge des Muskels in der Querrichtung auftritt.

Wenn nun die angeführten Tatsachen mehr für eine feste Struktur der kontraktilen Substanz sprechen, so ist andererseits nicht zu verkennen, dass die außerordentliche Weichheit und Biegsamkeit der Muskelfasern den Begriff des festen Körpers im gewöhnlichen Sinne ausschließt und dass der lebende Muskel, als elastischer Strang betrachtet, einen Elastizitätsmodulus von so kleinem Wert besitzt, wie er bei leblosen Körpern nicht vorkommt. Ich glaube daher, dass es, so lange keine weiteren Tatsachen vorliegen, nicht ersprießlich ist, über die Alternative, ob fest oder flüssig, zu streiten, sondern dass es besser ist, sich mit dem Bescheid Brücke's zu begnügen: „Der Aggregatzustand des lebenden Muskels ist ein Geheimnis eigentümlicher Art".

Over de betrekking van het Bekken der Anthropoiden tot dat van den mensch.

Von Dr. med. J. van der Hoeven Leonhard,
Assistenten der Physiologie in Utrecht (Dissert.). (Autoreferat.)

Die Lehre der Statik, bekanntlich in Einklang mit der Architektur des Skeletts im allgemeinen, zeigt ihre Konsequenzen, wo die Skeletteile durch Änderung der natürlichen Lebensart, resp. Haltungswechsel, in geänderte Beziehung zueinander treten. Die Muskeln und Bänder entsprechen in vollkommener Weise den natürlichen Lebensverhältnissen und erläutern besonders die Be-

ziehung zwischen Haltung, Bau des Skeletts und Statik. Die Luxatio Coxae kann z. B. ohne jedem Krankheitszustande des Knochens gewisse Modifikationen des Beckens herbeiführen, welche allenthalben konstatiert und beschrieben sind. Machen sich die Gesetze der Statik auch in dieser Hinsicht geltend, so kann man fragen, was geschehen wird, wenn ein gewisser Skeletteil, in Casu das Becken, durch irgendwelche Ursache seine statische Beziehung zu den anderen Skeletteilen ändert, was z. B. stattfinden kann durch Haltungsänderung. Verf. hat zu diesem Zweck Messungen vorgenommen an den Becken aller Anthropoidenskelette in Holland. Zur besseren Vergleichung mit dem menschlichen Becken hat er die Maße jedes Beckens multipliziert mit dem Quotient der Durchschnittslänge der menschlichen und der Länge der betreffenden Anthropoidenwirbelsäule. Durch diese Umrechnung wird die natürliche Beziehung aller Teile zueinander beibehalten, während man nunmehr eine Reihe Becken zu vergleichen hat, welche Individuen gleich großer Rumpflänge. d. h. mit gleich großer Wirbelsäule entnommen sind. Es ist einleuchtend, dass nur nach dieser Methode die Beckenmaßzahlen einen direkt vergleichbaren Wert darbieten. Umgekehrt geht aus dem Gesagten hervor, dass aus den Zahlen der Maßtabelle die Originalmaße mit Leichtigkeit zu finden sind. Gesetzt, die Vorläufer des Menschen nähern sich den Anthropoiden. Das Becken dieser Vorläufer muss diesenfalls beim Übergang zur aufrechten Haltung eine gewisse Umwandlung untergehen, welch letztere durch den Einfluss statischer Verhältnisse, wie z. B. Körperlast und Gegendruck der Femores in ganz anderer Richtung wirken wie vorher. Diese Annahme wird in überzeugendster Weise gestützt durch die Ergebnisse der vorgenommenen Messungen, die aufgenommen sind in der begleitenden Maßtabelle, unter deren 55 Maßen es nicht ein einziges gibt, das hiermit in Widerspruch erscheint. Beweisen die Zahlen, dass das Becken des Menschen in großen Zügen abgeleitet werden kann aus dem der Anthropoiden durch die Wirkung statischer Einflüsse bei geänderter Haltung, so gewinnt diese theoretische Behauptung eine äußerst wichtige, praktische Befestigung durch die Verhältnisse, welche das kindliche Becken darbieten in Beziehung zu dem des Erwachsenen. Der Unterschied zwischen den beiden letzteren beruht bekanntlicherweise fast ausschließlich auf der Wirkung obengenannter Kräfte, deren Effekt sich kund gibt, sobald die aufrechte Haltung eine bleibende geworden ist. Die angestellten Messungen zeigen in schlagender Weise, dass dem kindlichen Becken eine Stelle zukommt genau zwischen dem des Erwachsenen und dem der Anthropoiden. Verf. schließt hieraus, dass das menschliche Becken entstanden ist aus einem solchen, das in naher Beziehung stehen muss zum heutigen Anthropoidenbecken.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**
Professor der Botanik — Professor der Zoologie
in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal
Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

XXVII. Bd. 15. Februar 1907. № 5.

Über die Lichtperzeption der Laubblätter.

Von Hans Kniep.

Mit 28 Textfiguren.

(Schluss.)

In Fig. 5—20 ist das Ergebnis von 5 Versuchen mitgeteilt, bei welchen die Blätter mit Paraffinölglimmer bedeckt waren. Die Kontrollversuche mit unparaffinierten Blättern führten zu ganz demselben Resultate, so dass ich hier um so mehr darauf verzichten kann, sie im einzelnen wiederzugeben, als die Fähigkeit dieser Blätter, das Licht zu perzipieren, nach dem vorliegenden Tatsachenmaterial schon sehr wahrscheinlich war.

Die Versuche zeigen also, dass die Lamina der normalen wie der mit Öl bedeckten, unter Ausschluss der Linsenfunktion der Epidermiszellen arbeitenden *Tropaeolum*-Blätter den Lichtreiz perzipiert und dass der Reiz auf den sich krümmenden Blattstiel übertragen wird. In Übereinstimmung mit den Beobachtungen Haberlandt's[1]) ergab sich außerdem, dass die Reaktionszeit bei den Blättern, deren Stiel verdunkelt ist, viel länger ist. Während Blätter mit unverdunkeltem Stiel sich oft schon nach 1—2 Stunden krümmen, dauert dies bei Verdunkelung des Blattstiels meist erheblich länger. Oft beginnt die Reaktion erst nach 8 oder gar 10 Stunden nachweisbar zu

1) A. a. O. S. 12.

werden. Allerdings gibt es auch Ausnahmen, wie dies z. B. Versuch 1 beweist. — Diese sehr starken individuellen Schwankungen machen es begreiflich, dass es nicht leicht ist, zu entscheiden,

Versuch 1 (Fig. 5—9). 14. Juli. Angesetzt $11^3/_4$ h vorm.



Fig. 5. Blattstellung 11^{30} h.

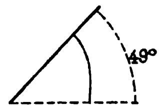


Fig. 6. 1^{15} h.

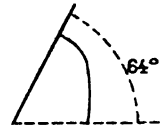


Fig. 7. 4^{15} h.

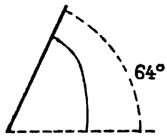


Fig. 8. 7 h.



Fig. 9. 15. 7. 11 h vorm.
Das Blatt war von 7 h abends ab verdunkelt.

Versuch 2 (Fig. 10—11). 16. Juli. Angesetzt $11^1/_4$ h vorm.



Fig. 10. 11^{15} h.

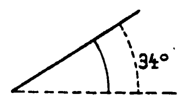


Fig. 11. 4^{15} h.

Versuch 3 (Fig. 12—14). 17. Juli. Angesetzt $5^1/_2$ h nachm.



Fig. 12. $5^1/_2$ h.



Fig. 13. 10 h abends.

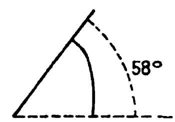


Fig. 14. 18. 7. 9 h morg.

Versuch 4 (Fig. 15—17). 16. Juli. Angesetzt 4 h nachm.



Fig. 15. 4 h.

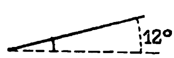


Fig. 16. 9 h abends.

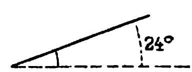


Fig. 17. 17. 7. $9^1/_4$ h vorm.

Versuch 5 (Fig. 18—20). 15. Juli. Angesetzt 1 h nachm.



Fig. 18. 1 h.



Fig. 19. $8^1/_2$ h abends.

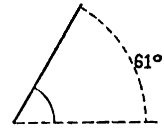


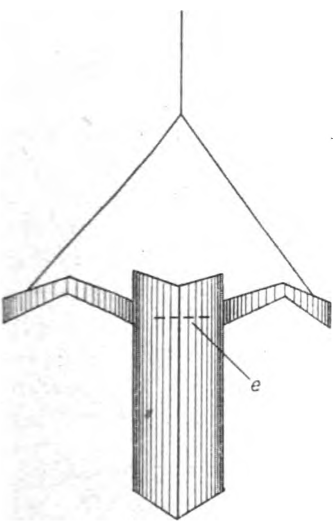
Fig. 20. 16. 7. $9^1/_2$ h vorm.

ob bei Verdunkelung des Blattstiels die mit Paraffinöl bedeckten oder die unbedeckten Blätter schneller reagieren. Hierzu wäre eine sehr große Menge von Versuchen erforderlich. Da es mir weniger auf die Entscheidung dieser quantitativen Frage, sondern

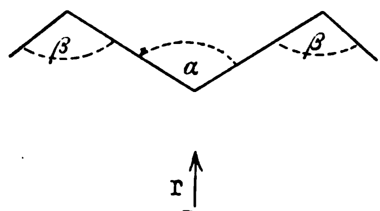
lediglich darauf ankam, festzustellen, dass die paraffinierten Blätter in demselben Sinne reagieren wie die normalen, so habe ich auf ersteren Punkt weniger Gewicht gelegt. Soweit sich nach dem mir vorliegenden Material urteilen lässt, scheint kein erheblicher Unterschied in dem Verhalten der beiden Blätter zu bestehen.

Weitere Versuche mit *Tropaeolum*-Blättern stellte ich nach einer anderen Methode an, die zwar einfacher als die soeben beschriebene ist, ihr gegenüber aber auch einige, wenn auch für das Wesen der Sache nicht in Betracht kommende Nachteile hat. Das Prinzip dieser Methode bestand darin, das Licht direkt auf die Blattoberfläche zu führen. Dies geschah mit Hilfe eines Glasstabs. Die Vorderseite der Laterne, in welcher sich die Auerlampe be-

Fig. 21.



a



b

b = Querschnitt durch *a* in der Ebene *e*.
r = Richtung des den Schirm treffenden Lichtes.

fand, wurde durch eine Blechwand verschlossen, welche mit einer runden Öffnung versehen war. Durch letztere wurde der mit Stanniol belegte, an seinen beiden Enden senkrecht zur Längsachse abgeschliffene Glasstab geführt. Alle undichten Stellen des Kastens wurden bedeckt, so dass das Licht nur den Glasstab passieren konnte, in welchem es durch totale Reflexion nach außen geführt wurde. Um die Eintrittsbedingungen des Lichts in den Glasstab günstiger zu gestalten, war ihm an seinem in der Laterne befindlichen Ende ein Trichter aus glänzendem Weißblech aufgesetzt worden, der als Strahlenfang diente. Der Querschnitt der von mir verwendeten Glasstäbe betrug 7 mm.

Da man mit dieser Methode ohne Schwierigkeit allein die Oberseite direkt beleuchten kann, so ist die Verdunkelung des Blattstiels erheblich erleichtert. Dieser kann nur durch Durchleuchtung der Lamina Licht bekommen. Um dieses auszuschließen, wurden zunächst wieder auf der Unterseite der Lamina die S. 104 beschriebenen und in Fig. 3 abgebildeten dicht an den Stiel an-

schließenden Stanniolblättchen angebracht. Nachdem die Oberseite mit Paraffinöl-Glimmer bedeckt war, wurde auch auf diese an der Ansatzstelle des Stiels ein kleines Stanniolblättchen gelegt. Dann wurde vor den Blattstiel ein kleiner, aus schwarzem Papier gefertigter Schirm über einem Aluminiumrädchen in der S. 104 für den Papierkegel beschriebenen Weise an Kokonfäden aufgehängt und dicht an die Unterfläche herangeschoben. Form und Größe dieses Schirms ist aus Fig. 21 ersichtlich. Durch Veränderung der Winkel β und α, was einfach durch Verbiegen erreicht wird, ist es leicht möglich, bei dem aufgehängten Schirm die Richtung der Längsachse zu verändern, was oft nützlich ist, wenn die Blattfläche sich zu neigen beginnt. Beleuchtet man nun mit dem Glasstab die Oberfläche der Lamina, so ist von dem Blattstiel nichts zu sehen. Man kann die Versuche mit abgetrennten und unabgetrennten Blättern gleich gut ausführen.

Die in Fig. 22—28 abgebildeten Versuche veranschaulichen die Reaktion dreier, mit Paraffinöl benetzter Blätter. Der untere Rand der Lamina wurde, während die Neigung begann, mit dem unteren Rande des Glasstabs immer in ungefähr gleicher Höhe gehalten.

Ein Nachteil dieser Methode ist der, dass die Lamina etwas ungleichmäßig beleuchtet ist, da ihre Seitenränder infolge des relativ geringen Querschnitts des Glasstabs sehr wenig Licht erhalten. Auch ist die den Stab passierende Lichtmenge an sich nicht sehr groß und man kann daher beobachten, dass Blätter, die infolge zu hohen Alters oder aus anderen Gründen wenig empfindlich sind, sich nur sehr schwach oder gar nicht neigen. Hervorheben möchte ich, dass sich auch hierin die Blätter mit und ohne Ölschicht gleich verhielten.

Dass die Neigung der Blätter, deren Stiel verdunkelt ist, nicht oder nur sehr selten bis zur Transversalstellung fortschreitet, ist schon von Haberlandt hervorgehoben worden. Hierzu ist die Beleuchtung des Stiels erforderlich. Für die Beurteilung der hier in Betracht kommenden Frage, welche allein den Sinn der Reaktion der Blätter mit und ohne Ausschluss der Linsenfunktion der oberen Epidermiszellen betrifft, hat diese Tatsache keine weitere Bedeutung.

Außer mit *Tropaeolum minus* habe ich mit zwei *Begonia*-Arten (*Begonia discolor* und *heracleifolia*) Versuche angestellt. Von beiden Arten standen mir Topfexemplare aus den Warmhäusern des hiesigen botanischen Gartens zur Verfügung. Die Methodik konnte hier, den Verhältnissen entsprechend, einfacher sein. Die Blätter wurden nicht von der Pflanze abgetrennt. Die Verdunkelung des Blattstiels geschah durch doppeltes Umwickeln mit schwarzem Stoff. Da bei *Begonia discolor*, auf die ich hier zunächst eingehen will, die jüngeren Stengel ziemlich stark positiv heliotropisch reagieren, so wurden sie vor Beginn der Versuche durch Anbinden an Holz-

stäbe in ihrer Lage fixiert. Ich überzeugte mich nun zunächst davon, dass bei dieser Pflanze die Lamina den Lichtreiz perzipiert und fand in Übereinstimmung mit Haberlandt[1]), dass Blätter mit verdunkeltem Stiel, deren Spreite sich zu Beginn des Versuchs in horizontaler Lage befindet, sich nach dem Lichte neigen, wenn sie

Versuch 6 (Fig. 22—24). 24. Juli. Angesetzt 12 h. g = Glasstab.

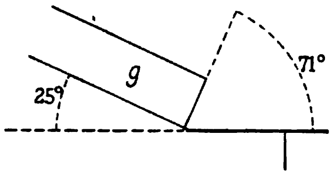


Fig. 22. 12 h.

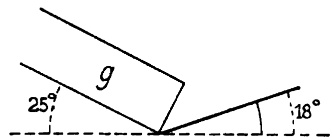


Fig. 23. 8½ h abends.

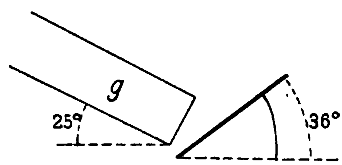


Fig. 24. 25. 7. 6½ h morgens.

Versuch 7 (Fig. 25—26). 27. Juli. Angesetzt 5 h nachm.

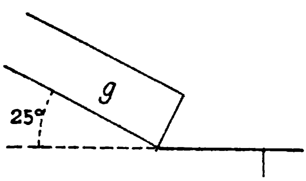


Fig. 25. 8 h.

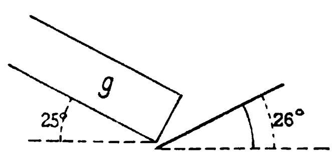


Fig. 26. 28. 7. 12 h mitt.

Versuch 8 (Fig. 27—28). 3. August. Angesetzt 4 h nachm.
Blatt nicht von der Pflanze abgetrennt.

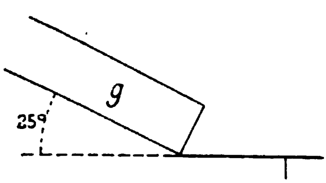


Fig. 27. 4 h.

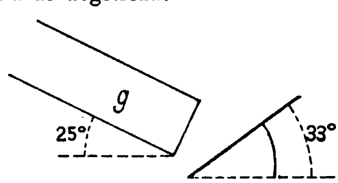


Fig. 28. 4. August 9 h vorm.

einseitig beleuchtet werden. Ich stellte die Pflanzen zu diesem Zwecke in einseitig geöffnete, viereckige Kästen aus schwarzer Pappe, wie sie allgemein bei heliotropischen Versuchen Verwendung finden. Als Lichtquelle diente das Tageslicht.

Nachdem erwiesen war, dass die Lamina das Licht perzipiert, suchte ich festzustellen, ob sie diese Fähigkeit auch bei Ausschluss

1) A. a. O. S. 17 ff.

der Linsenfunktion der Epidermiszellen bewahrt. Von zwei jüngeren, etwa gleich großen Blättern wurde der Stiel in der oben angegebenen Weise verdunkelt. Das eine wurde dann mit Paraffinöl bestrichen und die Ölschicht mit ganz dünnem, mit Paraffinöl getränktem Seidenpapier bedeckt. Glimmer zu verwenden ist hier nicht angebracht, da die Glimmerblättchen auch bei ganz feiner Spaltung meist noch zu spröde sind, um sich den Unebenheiten des Blattes genügend eng anzuschmiegen. Um das Auftreten von Luftblasen zu vermeiden, müsste man dann sehr viel Öl verwenden, wodurch wieder die Belastung des Blattes unnötig erhöht werden würde. Das mit Öl getränkte Papier schmiegt sich nun allerdings auch nicht ganz leicht an die Blattfläche an, dies kann man jedoch durch Einschnitte erreichen, was bei dem leicht springenden Glimmer nicht so gut möglich ist. Sollte es trotzdem nicht gelingen, eine vollkommen luftblasenfreie Ölschicht zu erhalten, so kann man sich durch Bedecken der betreffenden Stellen mit kleinen Papier- oder Stanniolblättchen helfen. Wenngleich das Ölpapier mehr Licht als Glimmer absorbiert, so lässt es doch für die Perzeption bei weitem genügend durch.

Das zweite Blatt diente als Kontrolle, wurde also nicht mit Öl bedeckt. Der Versuch wurde am 24. Juli 5 Uhr nachm. angesetzt. Um 8 Uhr war noch an keinem der Blätter eine Reaktion sichtbar. Am nächsten Morgen $9^1/_2$ Uhr war dagegen das bedeckte um 60° geneigt, das andere hatte sich um 65° gesenkt. Dieser Versuch beweist, dass auch bei *Begonia discolor* die Lichtsammlung durch die Epidermislinsen für das Zustandekommen der transversalheliotropischen Reaktion keine Bedingung ist. Man könnte hier allerdings noch einwenden, dass vielleicht bei dem paraffinierten Blatte die Belastung die Reaktion veranlasst habe. Um diesen Einwand zu entkräften, bedeckte ich zwei an Größe und Alter den zu dem eben besprochenen Versuch verwandten gleiche Blätter mit Paraffinöl und deckte darauf eine doppelte Schicht Seidenpapier. Darauf wurde die ganze Pflanze verdunkelt. Trotz dieser stärkeren Belastung war noch nach zwei Tagen keines dieser Blätter aus seiner horizontalen Lage gerückt. Es kann also keinem Zweifel unterliegen, dass im vorhergehenden Versuche das Licht die Neigung bedingt hatte.

Begonia heracleifolia hat noch viel typischer ausgebildete Epidermispapillen als *Begonia discolor*. Dies spricht sich auch im Linsenversuch aus: man sieht auf den inneren Wänden der Epidermiszellen hell leuchtende, kreisförmige Lichtfelder, die etwa denen von *Anthurium Warocqueanum* [1]) gleichen. Bei Bedeckung

1) Vgl. die Photogramme in Haberlandt's Abhandlung. Taf. IV, Fig. 1 u. 2.

der Epidermis mit Paraffinöl sieht man demgemäß auch sehr deutlich das virtuelle Lichtfeld außerhalb der Epidermis. Die Blätter dieser Pflanze reagieren nun, wenn der Blattstiel verdunkelt ist, sehr gut heliotropisch. Zwei annähernd gleich große, noch nicht ausgewachsene Blätter, deren Mittelrippe eine durchschnittliche Länge von 9 cm hatten, wurden, nachdem der Stiel verdunkelt war, in horizontale Lage gebracht und einseitig beleuchtet. Beginn des Versuchs am 29. Juli nachm. 5 Uhr. Nach 24 Stunden hatten sich beide Blätter um 50° geneigt. Nunmehr wurde eines der Blätter in der für *Begonia discolor* beschriebenen Weise mit Paraffinöl und Seidenpapier bedeckt. Darauf wurden die Blattstiele beider Blätter in den unteren zwei Dritteln ihrer Länge so fixiert, dass die Blätter gegen den Horizont um 40° geneigt waren. Nach weiteren 24 Stunden (am 31. Juli 5 Uhr nachm.) hatten sich beide Blätter gleichmäßig um weitere 40° geneigt, standen also in einer um 10° von der Vertikalen (Gleichgewichtslage) abweichenden Lage. Man wird vielleicht einwenden, dass die Reaktion des paraffinierten Blattes als eine Nachwirkung der vor der Bedeckung mit Öl erfolgten Perzeption aufgefasst werden könnte. Das ist aber deshalb sehr unwahrscheinlich, weil sich dann sicher Differenzen in dem Verhalten der beiden Blätter gezeigt hätten und außerdem wohl kaum anzunehmen ist, dass sich die Nachwirkung in solcher Intensität auf den relativ langen Zeitraum von 24 Stunden geltend macht. Dass das paraffinierte Blatt den Lichtreiz wirklich zu perzipieren imstande ist und dass auch das vermehrte Gewicht der Spreite nicht der Grund der Neigung gewesen ist, geht schlagend aus folgendem hervor. Die Pflanze wurde am 31. Juli 5 Uhr nachm., ohne dass die Stellung der Blätter verändert wurde, in einen weiten, hohen Dunkelzylinder gestellt, so dass sie nun von oben beleuchtet wurde. Schon am nächsten Morgen war zu sehen, dass die beiden Blätter ihren Neigungswinkel verkleinert hatten. Nach 24 Stunden hatte sich das paraffinierte Blatt um 25° gehoben, das andere um 35°. Die Blätter können also auch entgegen der Richtung des Spreitengewichts reagieren. Ein anderes, derselben Pflanze angehöriges, ungefähr gleich großes Blatt wurde in horizontaler Lage mit Paraffinöl und einer doppelten Schicht Seidenpapier bedeckt. Darauf wurde die ganze Pflanze verdunkelt. Nach einem Tage hatte sich das Blatt um 9° geneigt. Als der Versuch abgebrochen wurde (nach 3 Tagen) hatte es diese Lage noch inne. So geringe Neigungen kommen aber auch bei unbelasteten Blättern vor und selbst wenn wir annehmen, dass sie in diesem Falle der Belastung zuzuschreiben ist, so berührt das die Tatsache nicht, dass bei *Begonia heracleifolia* die praffinierten Blätter in derselben Weise wie die normalen das Licht perzipieren können.

Entsprechende Versuche habe ich noch mit *Philodendron cuspi-*

datum angestellt, das ebenfalls sehr schöne Samtblätter besitzt. Die Resultate, die ich mit diesem Objekte (ich arbeitete vorwiegend mit abgeschnittenen Blättern, die sich, ohne geschädigt zu werden, lange in Wasser halten) erhielt, war allerdings ein anderes. Zwar neigten sich junge Blattspreiten mit verdunkelten Blattstielen, nachdem sie in horizontale Lage gebracht waren, gleichgültig, ob ihre Oberfläche mit Paraffinöl bedeckt war oder nicht, bei einseitiger Beleuchtung innerhalb 24 Stunden um 90°, stellten sich also zum einfallenden Lichte senkrecht. Es stellte sich aber heraus, dass verdunkelte Blätter dies ebenfalls tun. Es liegt hier also entweder eine geotropische Reaktion oder Eigenrichtung vor. In einigen Fällen schritt die Neigung der Spreite im Dunkeln zwar langsamer und nicht bis zur Einstellung in die Lotlinie vor, in anderen dagegen erreichte sie die letztere Lage ohne Verzögerung. Welche Faktoren bei dieser Erscheinung mitspielen, bedarf noch der Untersuchung. Ich habe den Fall hier nur angeführt, um zu zeigen, wie wichtig es ist, Kontrollversuche im Dunkeln anzustellen. Ehe die mitwirkenden Faktoren genauer analysiert sind, kann er weder für noch gegen die Haberlandt'sche Hypothese ins Feld geführt werden.

Fragen wir nun nach dem allgemeinen Ergebnis der mitgeteilten Versuche, so geht daraus zweifellos hervor, dass die Linsenfunktion der oberen Epidermiszellen für den Sinn der Reaktion der untersuchten Laubblätter keine Bedeutung hat. Die Haberlandt'sche Hypothese, insofern sie die Lage des hellen Mittelfeldes auf dem Plasmabeleg der inneren Zellwand der oberen Epidermiszellen und die damit gegebenen, ganz bestimmten Beleuchtungsunterschiede für das Zustandekommen der transversalheliotropischen Reaktion als maßgebend ansieht, ist somit in den untersuchten Fällen hinfällig. Das geht mit zwingender Notwendigkeit aus der Tatsache hervor, dass Blätter, die mit Paraffinöl bedeckt sind, bei denen also, senkrecht auffallendes Licht vorausgesetzt, die schwächere Beleuchtung der Randzonen in den Epidermiszellen durch helle Lichtringe ersetzt ist, bei Ausschluss des Blattstiels ebenso reagieren wie normale.

Nun hat allerdings Haberlandt zur Bestätigung seiner Theorie den meinigen ganz ähnliche Versuche angestellt. Da deren Ergebnis mit dem der meinigen nicht übereinstimmt, muss ich hier noch etwas näher darauf eingehen. Haberlandt hat seine Versuchspflanzen unter Wasser versenkt. Da der Brechungsindex des Wassers dem des Zellsaftes ungefähr gleich ist, so wird, wenn die Oberfläche der Blätter benetzt ist, die Linsenfunktion der Epidermispapillen ausgeschaltet. Der Ausfall seiner Versuche führt Haberlandt zu dem Schlusse, dass die benetzte Blattspreite unter Wasser die Lichtrichtung nicht zu perzipieren vermag, und er

folgert daraus die „Unentbehrlichkeit der Linsenfunktion der oberen papillösen Epidermiszellen der Blattspreiten für die Perzeption der Lichtrichtung und für das Einrücken in die fixe Lichtlage, wenn die heliotropisch empfindlichen Blattstiele verdunkelt sind[1]."

Fragen wir, auf welche Versuche sich diese Schlussfolgerung im einzelnen gründet. Als Versuchsobjekte dienten *Humulus Lupulus, Ostrya vulgaris, Begonia discolor* und *Tropaeolum*. Von ersterer Pflanze wurden zwei Zweige mit je zwei ausgewachsenen Blättern submers aufgestellt[2]). Von je einem Blatt war der Stiel durch Stanniolverband verdunkelt. Die Reaktion begann bei den Blättern mit unverdunkeltem Stiel nach 24 Stunden, „am dritten Tage hatte das eine Blatt die fixe Lichtlage fast ganz erreicht, das zweite war etwas zurückgeblieben." „Die Blattspreiten mit den verdunkelten Blattstielen dagegen hatten ihre ursprüngliche Lage so gut wie gar nicht verändert." Wenn Haberlandt hieraus folgert, dass die Spreite, welche, wie er nachgewiesen hat, in Luft bei Verdunkelung des Stiels reagiert, in Wasser den Blattstiel nicht zu dirigieren vermag, so wird niemand dagegen etwas einzuwenden haben. Hieraus scheint mir aber nicht mit zwingender Notwendigkeit zu folgen, dass die „Linsenfunktion zur Perzeption der Lichtrichtung unentbehrlich ist". Wäre es nicht möglich, dass die submersen Blätter den Lichtreiz perzipieren, dass aber die Krümmung (Reaktion) durch die abnormen Bedingungen beeinflusst wird? Ich bin ebensowenig wie Haberlandt der Ansicht, dass ein kurzer Aufenthalt in Wasser für die Blätter unbedingt schädlich ist. Das kann aber an der Tatsache nichts ändern, dass die Arbeitsleistung der submersen Blätter bei der Reaktion in dem dichteren Medium wesentlich erhöht ist. Ein Vergleich der Versuche Haberlandts mit submersen und in Luft gehaltenen Humulusblättern ergibt nun in der Tat, dass letztere (bei unverdunkeltem Blattstiel) schon nach 24 Stunden die günstige Lichtlage erreichen[3]), während das bei ersteren eine dreimal so lange Zeit in Anspruch nimmt. Diese könnte man allerdings auf Rechnung einer Ausschaltung der Lichtperzeption der Lamina setzen; doch erscheint mir das wenig berechtigt, da nach den bisherigen Erfahrungen die heliotropische Reaktion lichtempfindlicher Blattstiele durch Verdunkelung der Lamina nicht wesentlich beeinflusst wird. Was die Blätter mit verdunkeltem Stiel angeht, so ist deren Reaktion an sich schon bei weitem nicht so intensiv wie diejenige der normalen, bei denen der Stiel nicht ausgeschaltet ist, und schreitet nur äußerst selten bis zur Erreichung der fixen Lichtlage fort. Es läßt sich daher meines Erachtens die Möglichkeit nicht von der Hand weisen,

1) A. a. O. S. 94.
2) a. a. O. S. 89.
3) a. a. O. S. 14.

dass die Reaktion im Wasser verzögert ist resp. bei den Blättern mit verdunkeltem Stiel, bei denen sie an sich schon viel schwächer ist, ausbleibt, obgleich die Lamina das Licht perzipiert. Auch die Blätter von *Ostrya vulgaris* reagieren, nach den Angaben Haberlandts zu urteilen, zweifellos schlechter in Wasser als in Luft. Während nämlich die Blätter mit verdunkeltem und unverdunkeltem Stiel in Luft immer reagierten, blieb bei den submersen Blättern mit verdunkeltem Stiel die Reaktion immer, bei den anderen häufig aus. Den Grund für letztere Erscheinung sieht Haberlandt zum Teil darin, dass die Blätter zu jung waren und „noch unausgewachsene Blätter das Untergetauchtsein nicht gut zu vertragen scheinen“, zum Teil führt er sie darauf zurück, dass die langen Nebenblätter den Blattstiel beschattet hätten. In einigen anderen Fällen weiß er keinen Grund anzugeben. Ich glaube, auch hier wird man die für *Humulus* angegebene Erklärungsmöglichkeit zum mindesten für diskussionsfähig halten müssen. Zu einem weiteren Versuche diente *Begonia discolor* als Objekt. Auf die Frage, ob die Blattstiele dieser Pflanze lichtempfindlich sind, brauche ich hier nicht einzugehen. Ich möchte nur hervorheben, dass mir die Behauptung Haberlandt's, sie seien nicht heliotropisch, nicht zureichend begründet erscheint. — Eine kleine Topfpflanze mit zwei Blättern wurde unter Wasser versenkt. Der Stiel des jüngeren Blattes befand sich in Stanniolverband. Beim Füllen des Gefäßes waren die Blätter durch den Auftrieb in eine schräg nach oben gerichtete Lage gelangt. Die Neigung der älteren Spreite wich von der horizontalen um 40°, die der jüngeren um 20° ab. „Nach sechs Stunden hatten sich beide Spreiten wieder horizontal gestellt und waren dadurch in eine günstigere Lichtlage gekommen.“ Nach 24 Stunden hatte die jüngere Spreite noch dieselbe Stellung inne, die ältere war schräg abwärts geneigt. Die Lage der Blätter war zwei Stunden später, während deren sie hell beleuchtet waren, noch dieselbe. Diese Bewegungen zeigen zunächst, dass die Blätter imstande sind, den Widerstand des Wassers zu überwinden. Sie sind nun nach Haberlandt nicht als heliotropische zu deuten; bei dem jüngeren Blatte deshalb nicht, „da sie sonst nicht auf halbem Wege, nach Erreichung der Horizontalstellung, stehen geblieben wäre.“ Demgegenüber muss ich betonen, dass die heliotropische Reaktion von Blättern mit verdunkeltem Stiele sehr oft „auf halbem Wege“ stehen bleibt, da die alleinige Beleuchtung der Spreite meist zur Einstellung in die fixe Lichtlage nicht ausreicht. Aber selbst wenn wir die Unempfindlichkeit des Stieles für Licht voraussetzen, so ist zu bedenken, dass sich, als der Versuch nach 26stündiger Dauer abgebrochen und die Pflanze aus dem Wasser gehoben wurde, herausgestellt hatte, „dass das untere Ende des jüngeren Blattstiels erschlafft war und die Last der Spreite nicht mehr tragen

konnte." Da keine Angabe darüber vorliegt, wann diese Schädigung eingetreten war, so ist es nicht ausgeschlossen, dass der Stillstand der Reaktion hierin seinen Grund gehabt hat. Um sicher zu entscheiden, ob in dem erwähnten Falle Heliotropismus oder eine andere Erscheinung vorgelegen hat, wäre mindestens ein Parallelversuch mit einer verdunkelten Pflanze nötig gewesen. — Die Neigung des älteren Blattes führt Haberlandt auf eine epinastische Krümmung der oberen Blattstielzone zurück. Es werden aber weder hierfür positive Gründe angegeben, noch wird nachgewiesen, dass diese Bewegung keine heliotropische sein kann. Es erschien mir um so nötiger, diese Einwände geltend zu machen, als durch meine Versuche mit *Begonia discolor* die Möglichkeit der Lichtperzeption der Lamina bei ausgeschalteter Linsenfunktion sichergestellt ist.

Eingehender als die Versuche Haberlandts mit *Begonia discolor* sind diejenigen mit *Tropaeolum*-Blättern. Durch Bepinseln mit verdünntem Alkohol wurde die Spreite benetzbar gemacht. Der Stiel wurde bei den submersen Blättern durch einen schwarzen Blechschirm beschattet. Es zeigte sich, dass die benetzten Blätter mit beschattetem Stiel sich nicht dem Lichte zu krümmen. Wurde der Beschattungsschirm entfernt, so trat die heliotropische Reaktion ein. Ein Blatt, dessen Spreite nicht benetzbar gemacht und unter Wasser also von einer Luftschicht bedeckt war, reagierte dagegen auch bei Beschattung des Stiels. Um definitiv entscheidend zu sein, müsste dieser Versuch mehrmals wiederholt werden, denn es kann vorkommen, dass *Tropaeolum*-Blätter mit verdunkeltem Stiel selbst unter normalen Verhältnissen, in Luft, nur sehr schlecht oder gar nicht reagieren. Ferner müsste die Verdunkelung des Stiels eine vollständige sein, was durch Beschattung mit einem Blechschirm nicht zu erreichen ist. Für die benetzten Blätter gibt Haberlandt in zwei Fällen an, dass sie sich etwas nach rückwärts gekrümmt hatten, „offenbar deshalb, weil die hintere Flanke des Stiels etwas reflektiertes Licht empfing." Der von der Lamina ausgehende Reiz hätte also, wenn das Blatt sich in die günstige Lichtlage hätte einstellen sollen, diese Reaktion des Blattstieles erst überwinden müssen. Da indessen, wie wir sahen, die Übertragung des Reizes von der Lamina auf den Stiel nur auf eine sehr geringe Strecke erfolgt, der Stiel aber bei einseitiger Beleuchtung sich nicht in dieser Übergangszone, sondern viel tiefer krümmt, und da ferner die allein durch die Lamina bewirkte Reaktion viel schwächer ist als bei Mitwirkung des Stiels, so ist die Wahrscheinlichkeit, dass eine solche Überwindung der Reaktion des Stiels stattfindet, auch unter der Voraussetzung, dass die Lamina den Reiz perzipiert, sehr gering.

Ich bin auf die Versuche Haberlandt's nur deshalb eingegangen,

um zu zeigen, dass sie nicht einwandfrei sind[1]) und dass die Möglichkeit anderer Deutungen nicht ausgeschlossen ist. Ich lasse es dabei ganz hingestellt, ob die von mir angedeuteten Erklärungsmöglichkeiten die richtigen sind. Hierüber können nur Versuche entscheiden. Das positive Ergebnis meiner Versuche wird durch diejenigen Haberlandts jedenfalls nicht berührt. Aus ersteren folgt, wie schon hervorgehoben wurde, mit Sicherheit, dass das durch die Hervorwölbung der oberen Epidermiswand auf dem Plasmabeleg der inneren entstehende helle Lichtfeld für den Sinn der Reaktion des Blattes nicht maßgebend ist. Ich bemerke ausdrücklich, dass dieses Ergebnis nur die Funktion der Epidermiszellen als Sammellinsen etwas angeht und nichts mit der Frage zu tun hat, ob die Helligkeitsunterschiede an den vorgewölbten Außenwänden der Epidermiszellen für die Lichtperzeption unter Umständen ausreichen. Ob das der Fall ist, dafür fehlen bis jetzt jegliche Anhaltspunkte. Wenn aber Haberlandt mit Nachdruck darauf hinweist, dass die Auffindung von Pflanzen, deren Blattspreiten bei ausgeschalteter Linsenfunktion dennoch in normalem Sinne heliotropisch reagieren, kein Argument gegen die von ihm vertretene Auffassung betreffs der Bedeutung der Linsenfunktion papillöser Epidermiszellen abgeben kann und es für wahrscheinlich hält, „dass durch Ausschaltung der Linsenfunktion die Unterschiedsempfindlichkeit für Helligkeitsdifferenzen an den Außenwänden selbstregulatorisch so gesteigert werden kann, dass sich die Beeinträchtigung des Perzeptionsvorgangs bloß durch langsameres Einrücken in die günstige Lichtlage äußert“[2]), so wird man sich gegenüber dieser, bisher durch keine Tatsache gestützten Hilfshypothese skeptisch verhalten müssen. Eine unbefangene Beurteilung der Sachlage wird, so scheint mir, eher zu der Annahme neigen, dass das Stattfinden der Reaktion bei ausgeschalteter Linsenfunktion eben beweist, dass das Vorhandensein der Epidermispapillen und folglich auch das hellerleuchtete Lichtfeld auf der inneren Wand der Epidermiszellen für die Auslösung der transversalheliotropischen Reaktion der Laubblätter keine Bedingung ist[3]).

---

1) Vgl. auch das Referat über Haberlandt's Abhandlung von Fitting in Bot. Ztg. Abt. II, 1905, S. 201. Es erscheint mir allerdings wahrscheinlicher, dass das Untergetauchtsein nicht die Perzeption und Reizleitung, sondern die Reaktion der Blätter nachteilig beeinflusst.

2) a. a. O. S. 95.

3) Nachdem das Manuskript der vorliegenden Abhandlung in Druck gegeben war, erschien eine Arbeit von G. Haberlandt (Ein experimenteller Beweis für die Bedeutung der papillösen Laubblattepidermis als Lichtsinnesorgan. Ber. d. d. bot. Ges. 1906, Heft 7), in der derselbe Gegenstand behandelt wird. Die Methode, deren sich Haberlandt bediente, ist der meinigen ähnlich. Er bedeckte die Blätter der Versuchspflanzen (*Begonia semperflorens*) ebenfalls mit Glimmer, an Stelle des Paraffinöls verwandte er dagegen Wasser. Das Resultat stimmt mit dem

Nicht unterlassen möchte ich, darauf aufmerksam zu machen, dass dies nur qualitativ zu verstehen ist, sich also nur auf den Sinn, nicht auf die Intensität der Reaktion bezieht. Den Epidermispapillen jede Bedeutung für den Heliotropismus der Laubblätter abzusprechen, liegt mir fern. Bereits Stahl[1]) hat auf die Funktion dieser Papillen als Strahlenfänge hingewiesen. Er erblickt bekanntlich ihre Bedeutung hauptsächlich in einer Beförderung der Transpiration, womit die Verteilung dieser papillösen Zellen auf der Blattfläche und der Standort der Pflanzen mit Samtblättern in gutem Einklang steht. Ich glaube nun, dass diese Strahlenfänge außerdem noch für die heliotropische Reaktion eine Bedeutung haben, indem sie es den Blättern ermöglichen, sich auch noch bei Lichtintensitäten in eine günstige Lichtlage einzustellen, die beim Vorhandensein ebener Epidermiszellen zu schwach sein würden, um die heliotropische Reaktion auszulösen. Durch die Strahlenfänge würde so gewissermaßen die untere Reizschwelle für den Heliotropismus herabgedrückt. Der Umstand, dass die Pflanzen mit ausgesprochenen Samtblättern vorwiegend Schattenpflanzen sind, spricht für diese Vermutung. Das Experiment wird zu entscheiden haben, ob und inwieweit sie zutrifft.

Auf die schwierige Frage, ob die Lichtrichtung oder der Lichtabfall die transversalheliotropische Reaktion der Laubblätter auslöst oder ob die Perzeption durch eine Kombination beider Faktoren ermöglicht wird, kann ich, da sie durch die mitgeteilten Untersuchungen nicht direkt berührt wird, hier nicht eingehen. Dass eine Unterschiedsempfindung auch bei Ausschaltung der Linsenfunktion der Epidermiszellen stattfinden kann, bedarf keiner näheren Begründung.

Die diesen Untersuchungen zugrunde liegenden Versuche wurden während des Sommersemesters 1906 im botanischen In-

meiner Versuche nicht überein: die benetzten Blätter zeigten bei viertägiger Belichtung keine transversalheliotropische Reaktion, reagierten jedoch, wenn auch schlechter als normale, nachdem die Benetzung entfernt war. Da allein Versuche imstande sind, diesen Widerspruch zu klären, so verschiebe ich die eingehende Diskussion dieser Ergebnisse auf eine spätere Stelle. Hier möchte ich nur hervorheben, dass durch Haberlandt's Versuche die Möglichkeit nicht ausgeschlossen ist, dass durch die Benetzung die Reaktion nur stark verlangsamt, nicht aber völlig verhindert wird, denn es fehlen Kontrollversuche mit benetzten Blättern, die länger als vier Tage belichtet wurden. Außerdem ist zu bedenken, dass die Verhältnisse bei Wasserbedeckung andere sind als bei Bedeckung mit Paraffinöl, da bei ersterer der Zerstreuungskreis wegfällt und die Unterseite viel gleichmäßiger beleuchtet wird. Ob hierin die Lösung des Widerspruchs liegt, ob mit anderen Worten zur Auslösung der Perzeption nur eine ungleiche Beleuchtung verschiedener Stellen des Plasmabelegs der inneren Seite der Epidermiszellen nötig ist, lässt sich zurzeit nicht entscheiden. Denkbar wäre auch, dass der Gegensatz ein nur scheinbarer ist und sich *Begonia semperflorens* anders als andere Arten derselben Gattung verhält

1) E. Stahl, Über bunte Laubblätter. Ann. du jard. Buitenzog Vol. XIII 1896.

stitut der Universität Leipzig ausgeführt. Herrn Geheimrat **Pfeffer** bin ich für das freundliche Interesse, das er dem Fortschreiten der Arbeit entgegenbrachte und die freigebige Überlassung des Institutsmaterials zu großem Danke verpflichtet.

Die Erklärbarkeit der Ontogenese durch materielle Anlagen.

Ein kritischer Beitrag zur theoretischen Biologie.

Von Dr. Carl Detto.

(Fortsetzung.)

Weismann hat als Merkmal das abgegrenzt, was unabhängig variabel ist; aber an solchen „Merkmalen“ sind in der Regel wieder mehrere Eigenschaften unterscheidbar, von denen man nicht wissen kann, ob sie nicht auch wieder für sich unabhängig variabel sind. Nichtsdestoweniger dürfte dies eine praktisch sehr brauchbare Abgrenzung sein; sie stützt sich auf den Vergleich zwischen Folgegliedern derselben genealogischen Reihe.

Es muss aber auch möglich sein, an einem und demselben Individuum Merkmale zu bestimmen, und für diesen Zweck dürfte passend sein, das als Merkmal zu bestimmen, was unterscheidbar ist. Natürlich ist diese Definition auch verwendbar für den Vergleich von Individuen und Arten. Es lassen sich folgende Merkmalskategorien aufstellen:

1. Formmerkmale (Organgestalt, Blattumriss, Oberflächenzeichnung etc.).
2. Funktionsmerkmale.
   a) Strukturmerkmale. Durch unterscheidbare Plasmaprodukte ausgezeichnete Elemente (Muskel-, Drüsen-, Bindegewebs-, Nerven-, Farbstoffzellen etc.). Das Merkmal ist das Plasmaprodukt, deren eine Zelle mehrere bilden kann. Man kann sie auch histologische Merkmale nennen; sie sind qualitativ.
   b) Reaktionsmerkmale. Ebenfalls qualitative Merkmale, bestehend in spezifischen Reaktionsmodi (geotropische, heliotropische Einstellungsweisen u. s. w., Bewegungsmodi).
3. Physikalisch-chemische Merkmale. Elastizität, Leitungsvermögen, mikrochemische Reaktionen, Farbstoffspeicherungsvermögen etc.

Solche Merkmale besitzt nicht nur das ausgebildete Soma, sondern auch jedes Stadium der Somaentwickelung und die Keimzelle.

Die taxonomischen „Artmerkmale“ sind nicht nur darin rein konventionell, dass sie nur Formmerkmale sind, sondern auch in der Hinsicht, dass sie nur vom ausgebildeten Soma abgenommen werden. Diese Einschränkung des systematischen Begriffs des Artmerkmals hat allerdings seinen ganz bestimmten und wohlberechtigten

Sinn; aber Ontologie und Vererbungslehre bedürfen eines physiologischen, sämtliche unterscheidbare Eigenschaften eines Individuums auf allen seinen Entwickelungsstadien umfassenden Artbegriffes. Hier sind die Merkmale der Keimzelle, der Ei- oder Somazelle, des Embryo, der Raupe oder Puppe ebenso bedeutungsvoll wie die des ausgebildeten Soma.

Der Arttypus umfasst für die Vererbungslehre sämtliche Merkmale aller Entwickelungsstadien, welche für die Individuen einer Art (s. str.) charakteristisch, konstant sind.

Die soeben besprochenen Merkmalskategorien beruhen auf einer deskriptiv-vergleichenden Beurteilung der Merkmale, welche zur Feststellung und Klassifizierung der Merkmale selbst führt. Ein anderer Gesichtspunkt lässt die so aufgefundenen Merkmale nach der Art ihrer Bedingtheit unterscheiden. Die Frage nach der Bedingtheit eines Merkmals ist grundlegend für die Vererbungslehre, ja es ist ihre eigentliche Aufgabe, diese Bedingtheit zu untersuchen, um die Gesetze der Vererbung festzustellen.

Nach ihrer Bedingtheit sind zu unterscheiden:

1. Konstitutionell bedingte Merkmale. Es sind diejenigen Merkmale, welche unabhängig von der Exposition reproduziert werden und infolgedessen den Typus bestimmen.
2. Expositionell bedingte Merkmale. Diejenigen Merkmale, welche durch die Exposition gesetzt sind und nur auftreten, wenn diese vorhanden ist. Die Exposition kann eksomatisch und ensomatisch sein.

Für die Erklärung der ontologischen Probleme und für die Frage nach den Ursachen der typischen Reproduktion und Erblichkeit haben nur die konstitutionellen Merkmale eine Bedeutung, da sie eben die typischen sind.

Der Art des Auftretens nach sind ferner zu unterscheiden:

1. Die konstanten Merkmale. Sie werden bei den Folgegliedern einer genealogischen Reihe reproduziert. Aber entweder:
   a) Konstitutionell bedingt: typische Merkmale; oder
   b) Expositionell bedingt: konstante, aber mit der Exposition ausbleibende Sondermerkmale.
2. Die neogenen Merkmale. Sie entstehen erstmalig bei einem bestimmten Gliede einer genealogischen Reihe und zwar:
   a) Konstitutionell bedingt: sie erzeugen durch ihr Auftreten einen neuen Typus, da sie konstitutionell-konstant sind. (Es ist gleichgültig, ob das neue Merkmal am Soma oder an irgend einem Entwickelungsstadium, einschließlich der Keimzelle, zur Wahrnehmung kommt; es ist eine rein praktische Einschränkung, wenn man sein Augenmerk nur auf die Merkmale des fertigen Soma richtet.)

b) Expositionell bedingt: in ihrer Konstanz nur von der Exposition abhängige und deshalb nicht typische Merkmale.

Es sind Fälle bekannt (z. B. gewisse Pilze), wo durch Erzeugung einer besonderen Exposition das Entwickelungsprodukt der Keimzelle so viele neogene Merkmale erhält, dass die entstehenden Gebilde nur auf Grund ihrer Abstammung identifiziert werden können. Die typischen Merkmale sind gewissermaßen sämtlich durch expositionelle ersetzt. Solche Tatsachen erschweren die Definition des typischen Merkmals außerordentlich. Da sie aber bei den zu untersuchenden Hypothesen nicht in Betracht kommen, diese vielmehr den Begriff eines festen, definierbaren Typus („normale“ typische Merkmale) voraussetzen, so sehen wir von diesen sogen. „Anomalitäten“ hier ab.

3. Die materiellen Anlagen.

Soma und Keimzelle sind nicht nur, wie die alten Evolutionisten annahmen, quantitativ, sie sind, wie die Beobachtung lehrt, qualitativ verschieden. Nicht darin, dass die Keimzelle nicht auch ein lebendiger, assimilierender und dissimilierender Organismus wäre, sondern darin sind sie verschieden, dass Keimzelle und Soma durch ganz andere Merkmale gekennzeichnet sind. Übereinstimmend sind, wie gesagt, gewisse Funktionsmerkmale; aber diejenigen Merkmale, welche das Soma aufbauen, zahlreiche oder fast alle Strukturmerkmale, die Formmerkmale und alle an bestimmte somatische Organe gebundenen Reaktionsmerkmale (Muskelbewegung, geotropische Krümmung etc.) fehlen der Eizelle. Alle diese Merkmale in ihrer charakteristischen Ordnung zueinander werden erst mit den Entwickelungsänderungen, welchen die Masse der Keimzelle unterliegt.

Woher stammen nun alle jene somatischen Form-, Struktur- und Reaktionsmerkmale, welche die Eizelle nicht besitzt?

Diese Frage beantworten die Korpuskularhypothesen mit der Annahme, dass in der Keimzelle „Anlagen“, materielle Bestandteile, vorhanden seien, welche bei der Entwickelung die somatischen Merkmale zur „Entfaltung“ kommen lassen.

Sehen wir zunächst ganz davon ab, welcher Art diese materiellen Anlagen nach den einzelnen Hypothesen sein sollen, fragen wir vielmehr: „welcher Art **müssen** sie sein, um in Übereinstimmung mit den Tatsachen die geforderte Erklärung zu leisten?

Merkmal und Anlage werden in einem derartigen Verhältnis zueinander stehen müssen, dass die Anlage das Merkmal notwendig hervorbringen muss, wenn die „Entfaltungs“-Bedingungen gegeben sind. Bezüglich dieses Verhältnisses zwischen Merkmal und Anlage lassen sich von vornherein verschiedene Annahmen machen.

1. Merkmal und Anlage sind identisch, das Merkmal ist als solches in der Keimzelle; die Entfaltung besteht nur darin, dass die Anlage an die entsprechende Stelle gelangt und sich entsprechend vergrößert: identische Anlagen.
2. Merkmal und Anlage sind nicht identisch, die Entfaltung besteht darin, dass die Anlage im entsprechenden Momente und an entsprechender Stelle die Position für die Entstehung des Merkmals erst schafft: heteronome Anlagen.

Beide Möglichkeiten müssen an jeder der oben aufgestellten Merkmalskategorien (Form-, Funktionsmerkmale etc.) geprüft werden. Es ergibt sich zunächst bezüglich der identischen Anlagen, dass Formmerkmale in dieser Art nicht angelegt sein können. Eine solche Annahme wäre gleichbedeutend mit dem alten Evolutionismus, ist also als empirisch widerlegt zu betrachten.

Mit den Strukturmerkmalen liegt es schon anders. Die Plasmaprodukte (Muskelfibrillen, Sekrete etc.) entstehen empirisch erst, nachdem die betreffenden Protoplasten da sind. Aber dieses „Entstehen“ könnte ja ein bloßes Wahrnehmbarwerden sein. Die Mehrzahl der Vererbungstheoretiker hat sich jedoch gemäß der Ansicht der Physiologen dahin entschieden, die „Plasmaprodukte“ als tatsächliche Produkte der Tätigkeit des Protoplasmas anzusehen. Die Teilchen, welche die Membran einer Pflanzenzelle oder eine Muskelfibrille aufbauen, werden erst erzeugt, nachdem die betreffenden Protoplasten gebildet sind. Dieser Ansicht nach können Plasmaprodukte oder Strukturmerkmale nicht identisch vertreten sein. Ob sich aber die zugrunde liegende physiologische Auffassung von der Entstehung der Plasmaprodukte als unbedingt notwendig beweisen lässt, will ich nicht erörtern[1]); dass sie berechtigt und im höchsten Grade praktisch ist, wird niemand bezweifeln.

Die Reaktionsmerkmale verhalten sich anders als die Strukturmerkmale, denn sie sind keine materiellen Beschaffenheiten, sondern Tätigkeiten materieller Komplexe. Als solche sind sie an Organe geknüpft und erst mit diesen gegeben, wie etwa die Reizbeweglichkeit einer Ranke, die Kontraktion eines Muskels u. dgl. Wo es sich dagegen um Tätigkeiten des Zytoplasmas oder der Hautschicht handelt (Elektion der Nährstoffe, Turgorregulationen etc.), braucht die Frage nach der Anlegung derselben in der Keimzelle gar nicht gestellt zu werden, da diese Plasmabestandteile direkt in das Soma übergehen. Ebenso verhält es sich mit den Kernsubstanzen und den durch sie etwa vermittelten Leistungen. — Anlagen für Reaktionsmerkmale anzunehmen hat also keinen Sinn. Denn entweder sind sie Reaktionen erst herzustellender Organe oder sie gehen direkt von der Keimzelle ins Soma mit ihrem proto-

1) Eine Frage von rein methodologischem Interesse.

plasmatischen Substrate über (so z. B. auch die Chloroplasten, welche die Photosynthese besorgen).

Die physikalisch-chemischen Merkmale des Soma, etwa die optischen Eigenschaften einer Zellmembran oder deren chemische Reaktion, können ebensowenig einen Anspruch auf Vertretung in der Keimzelle machen, da sie erst mit denjenigen Somateilen, an denen sie sich äußern, gegeben werden, und weil von diesen Teilen, den Plasmaprodukten, vorausgesetzt wurde, dass sie tatsächlich Produkte seien, die während der Ontogenese erst entstehen.

Wir kommen somit zu dem Ergebnisse, dass die Vertretung eines Somamerkmals durch identische Anlagen nicht annehmbar ist, zugleich, dass bei Reaktions- und physikalisch-chemische Somamerkmalen eine Nötigung zur Annahme von Anlagen überhaupt nicht besteht und dass eine solche Annahme keinen Sinn haben kann.

Es bleiben infolgedessen für die Erörterung der heteronomen Veranlagung oder Präformation nur die Form- und Strukturmerkmale zu berücksichtigen.

Wir beginnen mit den Strukturmerkmalen, den qualitativen Eigenschaften des Soma, welche durch die Plasmaprodukte dargestellt sind. Solche Strukturmerkmale sind z. B. Knochensubstanz, Knorpelmasse, Bindegewebsfibrillen, Muskelfibrillen, Sekrete und Exkrete, Farbstoffe (Chlorophyll, Blutfarbstoff und andere Pigmente). Cellulosemembranen u. s. w.

Im Anschlusse an die Vorstellungen der Physiologie und an die mikroskopische Beobachtung wird vorausgesetzt, dass diese Plasmaprodukte oder „Strukturen“ wirkliche Produkte, erst in einem bestimmten Momente entstehende Neubildungen sind, nicht auch schon in der Keimzelle als solche vorhandene und mit der Entwickelung der zugehörigen Protoplasten nur wahrnehmbar werdende und sich ordnende Bestandteile.

Unter dieser Voraussetzung ist anzunehmen, dass die Plasmaprodukte, also die Strukturmerkmale, Erzeugnisse bestimmt funktionierender Elemente des Protoplasmas sind und dass jedem besonderen Plasmaprodukt eine besondere Funktionsart des Protoplasmas entspricht.

Wenn also ein und dieselbe Zelle Chlorophyllfarbstoff, Kohlehydrate und Membranstoffe oder Glykogen und Gallensekret liefert, so muss jedes dieser Produkte einer besonderen Tätigkeit seinen Ursprung verdanken. Sind nun die Plasmaprodukte nicht selbst, nicht identisch in der Keimzelle angelegt, so muss dieselbe Frage wie bezüglich der Produkte, der Strukturen, gegenüber jenen spezifischen Tätigkeiten des Protoplasmas, welche jene Strukturen erzeugen, gestellt werden. Wir nennen diese spezifischen Tätigkeiten des Protoplasmas einschließlich der Träger dieser Tätigkeiten die

Plasmaqualitäten. Es muss also jedem besonderen Plasmaprodukt eine besondere Plasmaqualität entsprechen; denn es wäre nicht verständlich, wie ein und dieselbe Zelle durch eine Art von Tätigkeit mehrere Arten von Produkten erzeugen könne, was fast bei einer jeden Zelle der Fall ist. Jeder Protoplast hat so viele Qualitäten, als er Leistungen, Arten von Plasmaprodukten aufweist.

Wenn man sich irgend einen Somaprotoplasten, etwa eine Leberzelle, in so viele kleinste Teile zerlegt denkt, dass jeder derselben noch lebens- und wachstumsfähig und außerdem imstande ist, alle Tätigkeiten auszuführen, welche die ganze Zelle im Soma unterhält, so sind diesem Teilchen so viele Plasmaqualitäten zuzuschreiben, als es Plasmaprodukte liefern kann. Ein solches Teilchen könnte vielleicht sehr klein sein und seine spezifischen Tätigkeiten event. einstellen, ohne deshalb abzusterben, sie aber wiederum aufnehmen, wenn es in bestimmte Bedingungen versetzt würde.

Wenn es physiologisch möglich ist, solche Teilchen anzunehmen, so würde man sich weiter vorstellen dürfen, dass das Protoplasma jeder besonderen Zellart des Soma durch ein oder auch mehrere solcher lebendiger, aber latenter Plasmateilchen in der Keimzelle vertreten ist. Damit haben wir aber den Begriff einer materiellen Anlage aufgestellt, wie er von de Vries und Weismann in den „Pangenen" und „Biophoren" formuliert worden ist.

Wenn in einer einzigen Somazelle verschiedenartige Plasmaprodukte erzeugt werden, also verschiedenartige Tätigkeiten ungestört nebeneinander stattfinden und wenn solche Tätigkeiten vorübergehend eingestellt und wieder in Gang gesetzt werden können, dann liegt seitens der Physiologie auch der Hypothese nichts im Wege, dass in der Keimzelle mit verschiedenartigen Tätigkeitsmöglichkeiten ausgestattete Plasmaeinheiten nebeneinander bestehen, als Anlagen für die entsprechenden Somaprotoplasten. Diese „Anlagen" sind nicht mit den Somamerkmalen, in diesem Falle den Strukturmerkmalen, sondern mit den Plasmaqualitäten oder Komplexen solcher identisch. Werden sie bei der Ontogenese an den entsprechenden Ort gebracht, so können sie sich dort zu bestimmten Zellarten „entfalten". Diese Entfaltung bestünde in nichts anderem als einem Wachstum der Anlage bis zur Größe des betreffenden Somaprotoplasten und in der Auslösung ihrer, das bestimmte Plasmaprodukt (Muskelfibrillen etc.) liefernden Tätigkeit.

Die somatischen Strukturmerkmale können demnach in einer mit den Anschauungen der (materialistischen) Physiologie übereinstimmenden Weise als durch materielle Anlagen in der Keimzelle vertreten gedacht werden, wenn man annimmt, dass nicht das Merkmal, sondern die das Merkmal erzeugende, spezifisch tätige Plasmaqualität durch ein identisches Teilchen in der Keimzelle vertreten

ist. Strukturmerkmale können also durch heteronome, materielle Anlagen präformiert sein. Um das charakteristische Verhältnis solcher heteronomen Anlagen zum angelegten Merkmal auszudrücken, nämlich ihre Heteronomie gegenüber dem Merkmal, ihre Identität bezüglich der das Merkmal erzeugenden Plasmaqualität, nennen wir sie „metaidentische Anlagen“ (materielle, metaidentische Präformation eines Strukturmerkmals). Diese Anlagen müssen physiologische, d. h. lebendige oder wenigstens lebensfähige Einheiten sein, da sie nur durch eine physiologische Tätigkeit das ihre Qualität charakterisierende Plasmaprodukt erzeugen können. Das Strukturmerkmal selbst kann nur heteronom, die ein solches Merkmal erzeugende somatische Plasmaqualität aber identisch durch eine materielle Anlage in der Keimzelle präformiert sein. Eine heteronome, materielle Präformation von Strukturmerkmalen darf angenommen werden, sofern es überhaupt berechtigt ist, von Plasmaprodukten zu sprechen.

Wir haben in der vorstehenden Ableitung, wie de Vries und Weismann, die einfachste Annahme von dem Verhältnis zwischen Strukturmerkmal und Anlage gemacht, indem wir die das Merkmal erzeugende somatische Plasmaqualität mit der sie vertretenden Anlage identisch, also nur der Größe nach verschieden setzten. Man kann diese Hypothese beliebig komplizieren, z. B. annehmen, die Anlage mache während der Ontogenese bis zu dem Momente, wo sie aktiv zu werden hat, eine qualitative Metamorphose durch, erhalte also erst kurz vor der Aktivierung die adäquate Qualität. Es ließen sich noch verschiedene andere Möglichkeiten konstruieren; aber es wäre sinnlos, ohne einen bestimmten, durch die zu erklärenden Erscheinungen bedingten Zwang von dem einfachsten Falle der Konstruktion abzuweichen.

Einen Einfluss auf die Art, wie man sich die Anlagen denken will, hat aber z. B. die Ansicht, welche man sich von dem Verhältnis der Anlagen zu dem Protoplasma der Keimzelle macht. Man kann das Protoplasma der Keimzelle ausschließlich aus Anlagen der genannten Form zusammengesetzt denken, man kann sich aber auch vorstellen, dass der Keimzelle eine besondere Protoplasmagrundmasse zukomme, der die Anlagen eingelagert sind. Bei der letzteren Annahme würde bei den Teilungen der Keimzelle und ihrer Derivate das Grundplasma allen Somazellen mitgeteilt werden, und eine Anlage könnte eine solche Somazelle entweder dadurch bestimmt verändern, dass sie sich in ihr vermehrte und dann ihr spezifisches Produkt erzeugte oder dadurch, dass sie die von der Keimzelle der Somazelle übergebene sozusagen indifferente Grundmasse derartig umstimmte, dass diese nun ein spezifisches Produkt (Strukturmerkmal) liefern müsste.

Solche umstimmenden Anlagen wären bezüglich des durch sie

präformierten Merkmals heteronom, aber nicht metaidentisch; denn dann müssten sie von gleicher Art wie die das Merkmal erzeugende Somaqualität sein. Das ist aber nicht der Fall, weil sie diese Somaqualität ja erst durch Umstimmung der von der Keimzelle überkommenen Grundmasse hervorbringen. Diese umstimmenden Anlagen stehen also sowohl zum Merkmal wie zum somatischen Merkmalserzeuger (Plasmaqualität) in einem indirekten Verhältnis. Wir nennen sie, um einen prägnanten Ausdruck zu haben, „regulative" oder „Regulationsanlagen".

Man kann sich diese „Umstimmung" als katalytischen Prozess denken, obwohl sich mit einer solchen Annahme recht wenig anfangen ließe. Wenn sie gestattet wäre, was ich nicht untersuchen will, so bestünden wiederum zwei Möglichkeiten. Entweder ist die Anlage eine lebendige Einheit und wirkt direkt oder durch Vermittelung eines regulativ eingreifenden Exkretes, oder die Anlage besteht selbst aus einem nicht lebendigen Stoffe[1]). In dem letztgenannten Falle bestünden Schwierigkeiten insofern, als nicht klar ist, warum der Stoff nicht schon in der Keimzelle seine Wirkung ausübt, während das im ersten Falle durch Annahme einer Latenzzeit, die ja auch für metaidentische Anlagen gelten muss, verständlich zu machen wäre.

Es ist nun zu untersuchen, ob Formmerkmale durch materielle Anlagen heteronom präformiert sein können. Offenbar ist eine identische Präformation eines Merkmals, etwa eines gezähnten Blattrandes, nicht denkbar, ohne dass eine diese Form tragende Masse in der Keimzelle präformiert wäre. Damit gelangt man zur Ansicht des Organevolutionismus, den wir zurückweisen müssen.

Auch metaidentische Präformation eines Formmerkmals ist unmöglich. Denn sie hat zur Voraussetzung, dass das Merkmal das physiologische Produkt einer bestimmten Plasmaqualität sei, eine Abscheidung etwa wie ein Sekret, ein Stoffwechselerzeugnis. Die Form ist aber selbst nichts Stoffliches, sondern sozusagen der Raumcharakter des Stofflichen; ohne den Stoff wäre auch die zugehörige Form nicht da.

Doch ist die Form etwas Bestimmbares. Einem Stoff, welcher bereits eine Form hat, kann eine andere, bestimmte Form aufgedrückt werden, etwa wie es bei der Gallenbildung geschieht.

Eine materielle Anlage kann einen somatischen Formteil also nicht enthalten ohne selbst so geformt zu sein; aber sie könnte einen bei der Ontogenese entstehenden Somateil vielleicht so bestimmen, formativ beeinflussen, dass er eine spezifische Form annehmen muss. Es wären also vielleicht regulative Form-

1) Eine solche „Enzymhypothese" wurde von Driesch (1894) entworfen, später aber als unhaltbar wieder fallen gelassen (1901).

anlagen denkbar. Man hätte sie sich ähnlich wirkend zu denken wie regulative Strukturanlagen, nur dass sie nicht wie diese die Qualität, sondern die Form der Protoplasmamasse bestimmen. Auch sie könnten wie die letzteren entweder lebendig und eine regulierende Substanz abscheidend oder tot und direkt als Teilchen einer solchen Substanz vorgestellt werden.

H. de Vries hat außer metaidentischen Strukturanlagen, welche die histologische Differenzierung bewirken, indem sie aus dem Kerne in das Cytoplasma einwandern und sich dort vermehren, solche formbestimmenden Anlagen angenommen. Es gibt bei ihm also zwei Arten von „Pangenen", metaidentische für Struktur- und regulative für Formmerkmale. Dagegen kennt die Hypothese von Weismann nur metaidentische Anlagen, „Biophoren" für Strukturmerkmale. Die Formbestimmung erfolgt hier in ganz anderer Weise, nicht durch Anlagen, sondern durch die Beziehungen der Anlagen zueinander.

Das Ergebnis unserer Untersuchung ist, dass es für keine Art von Merkmalen identische Anlagen, sondern nur heteronome geben kann, und diese nur für Struktur- und Formmerkmale.

Es sind also folgende Arten von materiellen Anlagen denkbar:

1. Für Strukturmerkmale:
   a) Metaidentische Anlagen, bestehend in lebendigen Teilchen, welche mit der die somatische Struktur erzeugenden Protoplasmaqualität identisch sind.
   b) Regulative Anlagen, bestehend entweder in lebendigen, eine die gegebene Plasmagrundmasse umstimmende Substanz abscheidenden Teilchen, oder aus nicht lebendigen, direkt umstimmend wirkenden Substanzteilchen.
2. Für Formmerkmale: Nur regulative Anlagen, bestehend in lebendigen oder nicht lebendigen Teilchen, welche (wie unter 1, b) entweder indirekt oder direkt einen sich entwickelnden Somateil seiner anzunehmenden Form oder Gestalt nach bestimmen.

Der Begriff der lebendigen Anlage wird also gewonnen, indem man sich jede besondere Struktur durch besondere lebendige, letzte Einheiten (Biophoren, Pangene) erzeugt, den Protoplasmaleib der Zelle also aus solchen Einheiten zusammengesetzt denkt, und zwar je nach der Zahl der Leistungen einer Zelle aus mehr oder weniger vielen Arten solcher Einheiten, deren jede natürlich durch zahlreiche Individuen vertreten sein muss. Die Gesamtheit dieser Einheiten in der Zelle ist der Protoplast.

Irgendein solcher Somaprotoplast kann nun in der Keimzelle präformiert sein, wenn von jeder in dem Protoplasten enthaltenen Einheitenart mindestens je ein Individuum sich in der Keimzelle befindet. Hat jede dieser in der Keimzelle enthaltenen Einheiten

(die metaidentischen Anlagen also) die Fähigkeit, sich in bestimmtem Maße zu vermehren, so muss durch ihre Vermehrung die den Somaprotoplasten charakteristische Zusammensetzung und Leistungsart resultieren. Die Anlagen müssen also teilbar sein und die Teilstücke müssen sich wieder vervollständigen können; sie müssen ferner ein bestimmtes Maß der Vermehrung einhalten, um die charakteristische Art des Protoplasten hervorzubringen. Außerdem ist vorausgesetzt, dass die zu einer Zelle gehörenden und ihren Protoplasten erzeugenden Anlagen erstens bei der Ontogenese sich zusammenfinden, zweitens an dem entsprechenden Ort im Soma gelangen. Endlich ist, in Analogie mit dem Protoplasten selbst, vorausgesetzt, dass die Anlage oder vielmehr ihr Derivat ein Strukturelement resp. den ihr zukommenden Anteil an demselben überhaupt erzeugen könne und dass alle gleichartigen Anlagenderivate (die Protoplasmaeinheiten) so zusammen geordnet tätig sein können, dass ein bestimmt geformtes Strukturelement (z. B. eine Membranskulptur) zustande kommen muss.

Schließlich ist hervorzuheben, dass das „Heranwachsen“ einer Anlage zum Protoplasten (den wir uns der Einfachheit halber nur aus einer Art von Einheiten zusammengesetzt denken können) nur durch Vermehrung, nicht durch Vergrößerung stattfinden kann. Gegenüber den Protoplasten nämlich ist die Anlage zwar eine Einheit, d. h. ein durch seine Tätigkeitsäußerungen gekennzeichnetes Individuum, aber in sich selbst kann sie unmöglich einfach sein, sondern sie muss aus verschiedenen Stoffarten aufgebaut sein, da sie einen Stoffwechsel haben muss, um als lebendig zu gelten. Eben deshalb aber kann sie auch kein starres Gefüge sein[1]). Nur ein solches aber könnte durch bloße Vergrößerung zum Protoplasten heranwachsen und es würde dann der Protoplast nach jeder Richtung des Raumes hin eine stofflich andere Beschaffenheit haben müssen. Daraus folgt, dass das Protoplasma nur durch Vermehrung (Teilung und Vervollständigung der Teilprodukte) der Anlage entstehen kann, weil es in allen Punkten seiner Masse Stoffwechsel hat und sich selbst in lebendige Teilprodukte zerlegen kann, was nur möglich ist, wenn es aus unter sich gleichartigen, lebendigen Teilen (Einheiten) besteht.

IV.

Die Erklärbarkeit der Ontogenese durch materielle Präformation.

1. Die Erklärung der Differenzierung.

Das Differenzierungsproblem besteht, wie oben ausgeführt wurde, in der Tatsache, dass eine qualitative Mannigfaltigkeit von histologischen oder Strukturmerkmalen (im oben definierten weiteren

---

1) Man denke etwa an Verworn's „Biogen“.

Sinne) des Soma und seiner Entwickelungsstadien aus einer Keimzelle sich bildet, welche von diesen Merkmalen durchaus nichts erkennen lässt, also demgegenüber ein qualitativ anderes und einfaches Gebilde darstellt.

Wir hatten gesehen, dass identische Anlagen für die Strukturmerkmale deswegen nicht angenommen werden können, weil diese Merkmale sonst als solche in der Keimzelle existieren müssten, was gegen die Beobachtung und gegen die physiologische Auffassung derselben als von Plasma-„Produkten" sprechen würde.

Dagegen können die Charaktermerkmale durch solche Anlagen vertreten gedacht werden, welche mit dem das Merkmal erzeugenden Protoplasten der Art nach identisch sind und die wir aus diesem Grunde mit bezug auf ihr Verhältnis zum Merkmal selbst als metaidentische Anlagen bezeichneten.

a) Die Auflösbarkeit des Differenzierungsproblems durch solche materiellen metaidentischen Anlagen ist zunächst zu untersuchen.

Wenn wir fragen, was eine solche Anlage zu leisten habe, um das geforderte Ziel zu erreichen, so ergibt sich folgendes. Sie muss erstens während der Ontogenese einen bestimmten Ort erhalten, sie muss zweitens in einem bestimmten Momente zur Größe des Protoplasten, den sie präformiert, heranwachsen[1]), was durch einfache Vermehrung stattfinden kann, da sie mit diesem qualitativ identisch ist; und dieser so entstandene Protoplast muss drittens in einem bestimmten Momente sein Plasmaprodukt, eben das Merkmal (Struktur), erzeugen. Wir nennen die durch diese drei Momente gekennzeichnete Tätigkeitsform der Anlage ihre „Entfaltung".

Berücksichtigt man weiter, dass mindestens so viele Anlagen vorhanden sein müssen als Gruppen qualitativ verschiedener Strukturen und dass jede dieser Anlagen bei der Ontogenese den genannten Bedingungen unterliegen muss, damit ein bestimmtes Gesamtresultat, das typisch differenzierte und gebaute Soma zustande komme, so zeigt sich, dass die dazu notwendigen Tätigkeiten sämtlicher das Soma erzeugender Anlagen in allen jenen Bedingungen in einem abgestimmten Verhältnis zueinander stehen müssen. Wir nennen dies Verhältnis der Anlagen zueinander die Entfaltungsharmonie.

Die Entfaltungsharmonie der metaidentischen Anlagen besteht also aus folgenden Momenten: Anordnung, Vermehrungszeit und -Maß, Produktionszeit der Struktur. Aus ihnen ergeben sich bestimmte Probleme.

---

1) Der Einfachheit wegen ist nur eine Plasmaqualität in der zu erzeugenden Somazelle angenommen.

Zuerst das schon bekannte Anordnungs- oder Architekturproblem. Ferner zwei Probleme der adäquaten (rechtzeitigen) Auslösung oder Aktivierung des Heranwachsens der Anlage (resp. Anlagen) zum Protoplasten und der Produktion der Struktur (des Merkmals). Drittens das Problem der Zellform oder -Größe.

Wenn vorausgesetzt wird, dass alle in diesen Problemen angedeuteten Entfaltungsbedingungen erfüllt sind, so ist das Differenzierungsproblem durch die Annahme metaidentischer Anlagen offenbar als gelöst zu bezeichnen. Es bleibt aber die Zuverlässigkeit dieser Voraussetzung zu prüfen.

Von diesen Voraussetzungen besprechen wir das Anordnungsproblem besonders, das der Zellform zusammen mit dem Problem der Somagestaltung. Die beiden Auslösungs- oder Aktivierungsprobleme sind kurz zu erledigen.

Man kann einmal die Annahme machen, dass die Latenzzeit jeder Anlage eines Soma so bestimmt sei, dass alle Anlagen in bezug auf diesen Punkt in Entfaltungsharmonie stehen, ihre Aktivierungen also derart erfolgen, dass ein typisches Gesamtresultat zustande kommen muss. Das wäre freilich eine ad hoc ersonnene Eigenschaft der Anlagen, die nicht aus deren Begriff selbst folgt und deshalb der zureichenden Begründung durchaus entbehrt. Darauf könnte man aber sagen, die Anlagen hätten sich gegenseitig angepasst, passiv auf dem Wege der Selektion. Aber dann müsste den Anlagen wiederum etwas zweckeshalber beigelegt werden, was in ihrem Begriffe nicht liegt, nämlich Variabilität der Latenzzeit, und worüber man nichts entscheiden kann, weil man von den Anlagen überhaupt nicht mehr weiß, als man von ihnen angenommen hatte. So beginnt die endlose Kette der Hilfshypothesen, deren Willkürlichkeiten den Charakter der Haupthypothese selbst erkennen lassen.

Die Abgestimmtheit der Latenzzeit ist also nicht diskutierbar.

Dann bliebe die Möglichkeit einer Reizauslösung der Aktivierungen der Anlagen. Dieser Punkt wird ebenfalls beim Anordnungsproblem seine Erörterung finden.

Aus diesen an die Frage der Entfaltungsharmonie anknüpfenden Momenten kommt noch das Verhältnis der metaidentischen Anlagen zur Masse der Keimzelle in Betracht, die Keimzellenkonstitution.

Konstitution der Keimzelle kann sehr verschiedenes bedeuten, unter dem Gesichtspunkte des materiellen Präformismus ist die Konstitution im wesentlichen gleichbedeutend mit Zusammensetzung aus Anlagen.

Die Keimzellenmasse kann entweder nur aus den Anlagen bestehen oder aus einer lebendigen Grundmasse, der erstere eingelagert sind.

Ob aus dieser Konstitutionsfrage Schwierigkeiten für die Theorie der materiellen Präformation entstehen, ist nicht leicht zu sagen. Es lässt sich z. B. gar nicht entscheiden, ob sich die Anlagen nicht gegenseitig durch ihren Stoffwechsel stören müssten. Dagegen könnte eingewendet werden, dass es in den Somazellen zahlreiche gleichzeitig erfolgende Prozesse verschiedener Art gäbe. Doch niemand weiß, ob das Resultanten sind, sozusagen Kompromissprozesse und ob sie überhaupt an physiologische, selbständige Einheiten („Plasome", „Biogene" etc.) geknüpft sind. Denn die Annahme solcher Einheiten ist eine Hypothese, welche selbst mit dieser Schwierigkeit zu kämpfen hat.

Schreibt man der Keimzelle eine eigene Grundmasse (Cytoplasma) zu, wie es alle die Hypothesen tun, welche die Anlagen in den Kern verlegen, so lässt sich entweder denken, dass sie bei der Ontogenese vernichtet wird oder aber, dass sie sich im gleichen Maße vermehrt und so schließlich allen Somazellen zukommt. In diesem Falle müssten die zur Aktivierung kommenden Anlagen sie in irgend einer Weise verdrängen oder vernichten können, worüber sich ohne besondere Konstruktionen über die Eigenschaften beider nichts aussagen lässt.

b) Wir kommen zu den regulativen Anlagen. Diese sind mit der das Merkmal erzeugenden Plasmaqualität nicht identisch, in bezug auf das Merkmal also auch nicht metaidentisch und können entweder als lebendige Einheiten oder als tote Körperchen vorgestellt werden. Ihre Substituierung hat zur Voraussetzung, dass allen Somazellen von der Keimzelle her eine plasmatische Grundmasse mitgeteilt wird, welche sie umstimmend, regulierend, in bestimmter Weise beeinflussen. Ihre Entfaltung besteht in den Momenten der adäquaten Anordnung und Aktivierung; das Moment der Vermehrung tritt zurück, dagegen das der Zellform in den Vordergrund, weil sie, als nur qualitätsbestimmend, nicht durch ihr Vermehrungsmaß die Größe der Zelle bestimmen können, wie es bei den metaidentischen Anlagen der Fall sein könnte.

Die Anordnungsfrage wird unten behandelt werden. Mit der Aktivierung verhält es sich wie bei den metaidentischen Anlagen, auch sie kommt noch einmal beim Anordnungsproblem zur Sprache; die Zellform dagegen beim Problem der Somagestaltung.

2. Die Erklärung der Anordnung der Strukturanlagen.

Metaidentische und regulative Anlagen verhalten sich in bezug auf die Möglichkeit ihrer adäquaten Anordnung bei der Ontogenese gleich und können deshalb hier gemeinsam besprochen werden.

Die vorhergehende Erörterung über die materiell-präformistische Lösbarkeit des Differenzierungsproblems ergab, dass dieses Problem

auf solchem Wege erklärbar sei, wenn man die in den Momenten der Entfaltungsharmonie angezeigten Voraussetzungen gelten lasse. Dabei erwies sich gleichzeitig das Moment der Anordnung der Anlagen als das wesentlichste. Das Differenzierungsproblem durfte also durch die Annahme materieller Anlagen als im wesentlichen gelöst gelten, sofern das Problem der Anordnung (Architekturproblem) der Anlagen sich als lösbar erweisen würde.

Die Beweislast entfällt also auf das Anordnungsproblem, und von seiner Lösbarkeit hängt die Möglichkeit der Hypothese ab; das Differenzierungsproblem schlägt gewissermaßen um in ein Problem der adäquaten Anordnung.

Da die bloße Verteilung der Anlagen nach Weismann und de Vries durch die Zellteilung erfolgt, so ist für sie gesorgt. Um so schärfer tritt dagegen das Moment der adäquaten Verteilung, des rechtzeitigen Austrittes der Anlagen aus dem Kerne und ihrer Aktivierung hervor.

Darwin und de Vries haben diese Konsequenz des Präformismus nicht eingehend verfolgt. „Die Tatsache, sagt de Vries, dass wir nicht wissen, wie die hypothetischen Pangene zusammengehalten werden, ist kein Einwand gegen diese Annahme (differenter Anlagen). Sie braucht nicht durch Hilfshypothesen beseitigt zu werden, sondern ist einfach dem weiteren Studium der Vorgänge in den Protoplasten und ihren Kernen anheim zu stellen" (1889, p. 67), und im 2. Bande seiner Mutationstheorie: „Die Pangenesislehre berührt nur den Kern der allgemeinen Erblichkeitslehre; die Umkleidung überlässt sie den spezielleren Theorien, aber die Erfahrung hat mich gelehrt, dass der Kern zur Ableitung von Aufgaben für die experimentelle Forschung genügt und mit viel größerer Aussicht zu der Entdeckung neuer wichtiger Tatsachen führt, als die so schön ausgebildeten Gebäude von Hypothesen, welche man auf ihn gegründet hat" (l. c. p. 692).

de Vries geht also über die allgemeine Forderung des qualitativen Präformismus nicht viel weiter hinaus, als etwa die Chemie mit der bloßen Annahme einer Koexistenz von Quecksilber und Schwefel im Zinnober, nur dass hier auf biologischem Boden dafür physiologische Einheiten angenommen werden müssen. Es ist damit also zunächst nur eine Erklärung des Differenzierungsproblems angestrebt, die aber gerade deshalb keine Erklärung der Ontogenese ist, weil für den qualitativen Präformismus die Schwierigkeit eben in das Anordnungsproblem verlegt ist, und nur durch die Lösung dieser Aufgabe würde der materielle Präformismus erst zu einer vollständigen Theorie der Ontogenese werden können. Aber durch diese Bemerkung ist keineswegs die bloß heuristische Bedeutung des Präformismus in Frage gestellt, auf welche de Vries eben das Hauptgewicht legt.

Dagegen hat Weismann die hier hervorgehobene Konsequenz des Präformismus, welche in der fast ausschließlichen Betonung des Anordnungsproblems liegt, in erster Linie in den Kreis seiner Betrachtung gezogen. Während es de Vries vorwiegend darauf ankommt, die Notwendigkeit von Anlagen zu erweisen, hat Weismann, diese Notwendigkeit ebenfalls aufzeigend, die Erklärungskraft des qualitativen Präformismus gerade durch seine eindringende Arbeit am Anordnungsproblem zu erproben gesucht (vgl. hauptsächlich 1892 und 1902).

„So wichtig aber, heisst es bei Weismann, ohne allen Zweifel die von de Vries vertretene Grundanschauung einer Zusammensetzung der Keimsubstanz aus primären Anlagen ist, so täuscht sie doch leicht über die Tragweite ihres Erklärungsvermögens; ohne die Annahme einer Bildung vieler, einander umfassender Ordnungen von Gruppen solcher primärer Anlagen kommt man nicht zur Erklärung auch nur der einfachsten Ontogenese, geschweige denn der verwickelten Erscheinungen des Rückschlags und der amphigonen Vererbung überhaupt. — Mir scheint, dass es eben gerade darauf ankäme, zu zeigen, wieso die Beschaffenheit des Keims es bedingen kann, dass die rechten Anlagen immer am rechten Ort sein müssen[1]" (1892, p. 25).

Es stehen nun bekanntlich zwei Hauptwege offen, um unter Voraussetzung der qualitativen Präformation (der Anlagen für Strukturmerkmale) das Anordnungsproblem zu fassen. Entweder man substituiert jedem Zellteilungsschnitte eine progressive Vereinfachung des Anlagenkomplexes durch erbungleiche Teilung; dann hat jede fertige Somazelle in der Regel nur die in ihr tätigen Anlagen. Oder es wird angenommen, dass alle Somazellen potentiell gleichwertig seien; dann muss erbgleiche Teilung stattgefunden haben und die Ursache für die qualitative Differenz am bestimmten Orte liegt nicht in der Aufteilung der Anlagen, sondern in anderen Umständen.

Weismann und Roux lösen das Anordnungsproblem nach dem ersten Satze dieser Alternative; sie fordern erbungleiche Kernteilung, und Weismann eine sehr komplizierte Keimplasmaarchitektur.

O. Hertwig, der nach unserer Darlegung (Kap. II) ebenfalls qualitativer Präformist ist, vertritt die andere Richtung. Er bekämpft die Hypothese der erbungleichen Kernteilung und schreibt jeder Somazelle den Besitz sämtlicher Anlagen (Idioblaste) zu, von denen aber je nach den äußeren Bedingungen („Funktion der Lage") eine oder eine bestimmte Gruppe austritt[2]).

---

1) Von mir gesperrt.

2) Auch Herbst erläutert in einer Reihe wertvoller Abhandlungen (1894, 1895,

Im ersten Falle wird eine adäquate (d. h. den ontologischen Erscheinungen gerecht werdende) Zerlegung der Erbmasse in seine verschiedenen Einheiten, im anderen eine adäquate Auslösung der in jeder entstehenden Somazelle vorhandenen Gesamtanlagen angenommen: metaidentische Zerlegungs- und Auslösungshypothesen.

Wir wenden uns zunächst den Zerlegungshypothesen zu und untersuchen für unsere Zwecke die von Weismann, weil sie am weitgehendsten und am feinsten ausgebaut ist. Der folgende Satz aus Weismann's Keimplasmawerk (p. 85) fasst den Inhalt der Hypothese kurz und treffend zusammen: „Die Veränderungen (des) Keimplasma-Ids in der Ontogenese können nach unseren Voraussetzungen nur in einer gesetzmäßigen Zerlegung der Determinanten in immer kleinere Gruppen bestehen, die so lange fortgeht, bis schließlich in jeder Zelle nur noch eine Art von Determinanten enthalten ist, diejenige, welche sie zu determinieren hat.“

Wenn wir fragen, wie die Anlagen einer Keimzelle beschaffen sein müssen, um mit Hilfe der erbungleichen Teilung ihre spezifische Verteilung zu ermöglichen, so müssen wir einerseits eine Anordnung der Anlagen in der Keimzelle voraussetzen, welche den ordnungsgemäßen Abbau der Anlagen erlaubt, andererseits Eigenschaften der Anlagen welche es bewirken, dass die zusammengehörigen in der nötigen Ordnung verharren. Ein Einwand ist hier gleich von vornherein zurückzuweisen, nämlich dass man auf diesem Wege zur Ansicht der alten Evolutionisten zurückkehre. Dieser Einwurf ist durchaus unrichtig; denn erstens sind weder die Organe noch die Plasmaprodukte (Muskelfibrillen etc.) im Keime vorhanden, sondern solche Plasmaeinheiten, welche nach ihrer Aktivierung erst Plasmaprodukte (die wahrnehmbaren Strukturen) hervorbringen, zweitens brauchen die Anlagen durchaus nicht in den Massenproportionen des Soma in der Keimzelle enthalten zu sein, da die Masse einer Somaqualität (eines Muskels etwa) von der Vermehrungsintensität der entsprechenden Anlage abhängig gedacht wird.

Aber ein wesentlicher oder vielmehr der wesentliche Einwand gegen die Zerlegungshypothese ist der, dass die zur Erklärung der Keimplasmaarchitektur anzunehmenden Eigenschaften der Anlagen nicht aus ihrer physiologischen Natur folgen, nicht in ihr enthalten sind. Der Begriff der Anlage gibt keinen zureichenden Grund ab für die Zusammenordnung der Einheiten, die

1901) die Möglichkeit einer auf Auslösung gegründeten Erklärung und Theorie der Ontogenese, aber im Gegensatz zum materiellen Präformismus. Er dürfte den Weg angedeutet haben, auf dem empirische Fortschritte gesichert zu sein scheinen. Doch wird man dabei die kritischen Untersuchungen von Driesch im Auge behalten müssen.

zur Erklärung der adäquaten Zerlegung in ganz bestimmter Weise gruppiert sein müssen[1]).

Die Hypothese einer „Affinität" ist, wie gewöhnlich, nur eine Umschreibung des zu Erklärenden, nur dass hier die petitio principii in ganz besonderem Grade hervorleuchtet. Eine Analogie zur Elektrizitätslehre besteht nicht; denn es ist nicht gefordert, dass sich „Gleichartiges" abstoße, „Ungleichartiges" anziehe, sondern in der mannigfaltigsten Weise Ähnliches und Verschiedenes (man denke an die Gewebearten eines Organes) soll in „Affinität" stehen. Was ferner die „chemische Affinität" betrifft, so bedarf es keines Beweises, dass auch in ihr eben gerade das vorausgesetzt wird, was erklärt werden soll, nach dem Schema: „Wasser- und Sauerstoff vereinigen sich, weil sie sich gemäß ihrer Affinität vereinigen müssen, alo: weil sie sich vereinigen.

„Der Annahme solcher Kräfte, sagt Weismann (1892, p. 90) von den „Anziehungskräften" der Anlagen, lässt sich kaum entgehen. Einmal ist es a priori sehr wahrscheinlich (?), dass Lebenseinheiten derartige Wirkungen in verschiedenem Grade aufeinander ausüben, und dann sprechen die Vorgänge der Kernteilung dafür, wenn man sie mit der Verteilung der Anlagen in der Ontogenese zusammenhält". Auch später heisst es: „es müssen[2]) Kräfte zwischen den verschiedenen Determinanten walten, die sie zu einem lebendigen Ganzen verbinden, dem Id" und „wir werden diese hypothetischen Kräfte am besten als Affinitäten bezeichnen und 'zum Unterschied von den rein chemischen Affinitäten als vitale" (1902, I, p. 410).

Wenn nun aber Anziehungskräfte das Zusammengehörige verbinden, z. B. die Anlagenkomplexe der rechten und linken Körperseite bilateralsymmetrischer Organismen, was trennt denn diese Komplexe voneinander? — „Das Biophor besitzt die wunderbare Eigenschaft des Wachstums und der Spaltung in zwei unter sich und dem Stammolekül gleiche Hälften, und wir ersehen daraus, dass hier ebenfalls bindende und abstoßende Kräfte, Affinitäten, wirken müssen" (Weismann 1902, I, p. 412).

Solche „abstoßende Kräfte" müssen also auch bei der Trennung der Determinantenkomplexe bei erbungleicher Teilung walten. Denn die Affinität, welche den Komplex zusammengehöriger Anlagen

1) Die Hypothese der erbungleichen Teilung (Roux, Weismann) hat besonders O. Hertwig bekämpft (1894, 1898). Da ihre Möglichkeit über die Berechtigung des qualitativen Präformismus keineswegs entscheidet, so gehen wir auf diese Frage nicht ein. Vgl. gegen Hertwig z. B. Weismann (1902, I, p. 412f.); gegen Weismann und Roux vgl. Driesch (1894).

2) „Müssen walten," eben um die Hypothese selbst zu stützen, nicht etwa weil die Affinitäten sich aus dem Begriff der Anlage von selbst ergebende Eigenschaften der Anlagen wären!

bindet, kann nicht auch die Ursache der Trennung sein, sie ist nur Ursache des Zusammenhaltes.

Man hat in der Tat schon versucht, eine Parallele zwischen magnetischen Erscheinungen und denen der Chromosomenspaltung zu ziehen. Aber was nützen solche Parallelen? Ist der Magnetismus durch das Wort Anziehungskraft erklärt? Es steht überall eine petitio principio dahinter, es sind alles nur Umschreibungen des zu Erklärenden („Umschreibungshypothesen", Bütschli)[1]).

Der qualitative Präformismus, obwohl berechtigt, scheitert an dem Anordnungsproblem, zunächst weil er keine zureichenden Gründe für die Zerlegung der Anlagenmasse beizubringen vermag.

Wenn Weismann sagt: „Was die Grundlagen der Theorie betrifft, so habe ich gezeigt, dass sie unverändert bleiben, auch wenn man eine Zerlegung des Keimplasmas nicht annehmen, und alle Zellen der Ontogenese mit dem vollen Keimplasma ausgerüstet denken wollte. Die Determinanten müssten eben dann lediglich durch spezifische Reize zur Tätigkeit ausgelöst werden" (1902, I, p. 445), so ist damit das Prinzip der Auslösungshypothese der Möglichkeit nach anerkannt und der Form nach klar umschrieben.

Nehmen wir mit de Vries, O. Hertwig u. a. an, es seien sämtliche Somazellen mit der Gesamtzahl der Anlagen ausgestattet, so müssen wir uns gemäß der Auslösungshypothese mindestens so viele verschiedenartige auslösende Reize im Ablaufe der Ontogenese zur Wirkung kommend denken, als verschiedene Somaqualitäten in Erscheinung treten.

Jede Anlage muss durch einen besonderen Reiz aktiviert werden, weil sonst eine adäquate Auslösung nicht zustande kommen könnte. Ferner kann ein einzelner Reiz nicht genügen, um etwa den Anlass zur Differenzierung sämtlicher Muskeln zu geben, sondern es muss an jedem Orte und zu jeder Zeit, wo eine Auslösung stattfindet, ein Reiz wirksam werden; überall dort, wo Muskelzellen entstehen, müssen die entsprechenden Reize eintreten. Es muss also eine Abfolge von gleich- und verschiedenartigen Reizen während der Ontogenese statthaben, welche der Reihenfolge und der räumlichen Anordnung nach den Differenzierungszeiten und -Orten der Zellen genau entspricht. Es muss mit anderen Worten der Differenzierung der Somaqualitäten eine Ontogenese der auslösenden Reize parallel gehen, Prozesse, die nur insofern zeitlich gegeneinander verschoben sind, als die zeitlich und örtlich bestimmte Qualität des entstehenden Soma dem auslösenden Reize als Reaktion nachfolgt.

Wie ist nun ein solches System aufeinander folgender, zeitlich und räumlich bestimmter Reize möglich?

---

1) Auch unter Zuhilfenahme der Chemotaxis, die ja eine physiologische „Anziehungskraft" ist, würde man nur wenige Schritte weiter kommen.

Das Medium könnte nur dann für diese Erscheinung verantwortlich gemacht werden, wenn sich zeigen ließe, etwa, dass an den Stellen, wo Bindegewebezellen zwischen Nerven- oder Muskelzellen liegen, andere auslösende Bedingungen wirksam sind, als an den Örtern der anstoßenden Nerven- oder Muskelzellen, oder dass dieselben Bedingungen geherrscht haben, wo gleichartige Gewebe gebildet wurden. Welche Außenbedingungen aber sollen es ermöglichen, dass auf einem Raume von wenigen Kubikzentimetern ein qualitativ so heterogen differenziertes Gebilde entsteht wie das Auge? Auf Grund einer solchen Annahme kann niemals die Existenz eines adäquaten Systems von Reizen wahrscheinlich gemacht werden.

Genügen nun die Differenzen des Mediums nicht, um ein ausreichend differenziertes System von Reizen in entsprechender Anordnung zu setzen, so wird man das Soma selbst als Ursache dafür heranziehen müssen, und man pflegt zu sagen, dass jede Folgestufe durch die ontogenetisch frühere ursächlich bestimmt sei.

Wenn sich aus einer Zelle früher oder später zwei qualitativ verschiedene Tochterzellen bilden, eine Erscheinung, die für jeden ontogenetischen Differenzierungsprozess charakteristisch ist[1]), so hätten wir nach der Auslösungshypothese anzunehmen, dass verschiedenartige Reize auf beide Zellen gewirkt haben, deren Folge die Aktivierung verschiedenartiger Anlagen gewesen war. Die beiden Reize können vor der Entstehung der Tochterzellen nicht gewirkt haben, weil sie sonst auch die Mutterzelle hätten beeinflussen müssen, deren von den Tochterzellen abweichende Qualität vielmehr wiederum durch einen besonderen Reiz hatte bestimmt werden müssen. Aus der Mutterzelle selbst können die sekundären Reize nicht stammen, denn dann wäre die Differenzierung spontan vor sich gegangen, wie bei erbungleicher Teilung; folglich müssen die entsprechenden Reize Außenbedingungen sein. Da nun die Reizeffekte verschieden sind, müssen es auch ihre Ursachen, die Reize, sein. Oben, Unten, Rechts und Links sind keine Ursachen; also müssen die Differenzen in den angrenzenden Zellen liegen. Aber auch diese Differenzen konnten wiederum nur aus anderen ihren Ursprung nehmen u. s. f. Weil sich nun die Keimzelle und der sich entwickelnde Embryo nicht selbst Reizdifferenzen schaffen kann, kann die Genese nicht beginnen, weil die differenten Reize fehlen.

(Schluss folgt.)

1) Z. B. auch für das Kambium der Pflanzen, wo jede Zelle abwechselnd Holz- und Bastelemente, also histologisch wesentlich verschiedene Gebilde liefert.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der kgl. bayer. Hof- u. Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig
Professor der Botanik Professor der Zoologie
in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal
Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

XXVII. Bd. 1. März 1907. № 6.

Die Erklärbarkeit der Ontogenese durch materielle Anlagen.

Ein kritischer Beitrag zur theoretischen Biologie.

Von Dr. Carl Detto.

(Schluss.)

Man könnte sich mit der Annahme zu helfen suchen, dass nicht für jede besondere Differenzierung ein besonderer Reiz nötig, sondern dass ein und derselbe Reiz (etwa Feuchtigkeit) auch verschiedene struktur- oder formbildende Reaktionen auslösen könne. Dann ist aber erforderlich, um die Konsequenz zu vermeiden, dass Auslösungen gleichzeitig stattfinden, die im Interesse einer typischen Ontogenese nur nacheinander auftreten dürfen, die weitere Annahme zu machen, dass die Reaktionsmöglichkeit der Anlagen abhängig sei von ihren eigenen Zuständen. Wodurch wird aber dann der Moment der Reaktionsmöglichkeit verursacht? Wozu sind differenzierende Reize nötig, wenn die Aktivierungszeiten von innen her bestimmt werden?

Die soeben entwickelte Auffassung setzt also den Ablauf eines zeitlich und räumlich bestimmten, differenzierten Reizsystems voraus, für dessen Vorhandensein sie weder in der Umgebung noch in der Keimzellenkonstitution, am wenigsten aber in dem sich differenzierenden Soma selbst, zureichende Gründe aufzuweisen vermag.

Die präformistische Auslösungshypothese setzt an die Stelle der zu erklärenden Somadifferenzierung eine Ontogenese der erforderlichen Reize; aber für deren adäquate Folge und Verteilung kann nicht die aus ihr erst zu erklärende Somadifferenzierung selbst wiederum verantwortlich gemacht werden.

Es ist unzweifelhaft, dass es differenzierend wirkende Reize gibt (vgl. die zitierten Abhandlungen von Herbst). Aber das genügt nicht für die Auslösungshypothese, weil dabei ein zeitlich und räumlich ganz bestimmt orientiertes Reizsystem nötig wäre, in dem an Orten minimaler Ausdehnung ausgeprägte Reizdifferenzen gegeben sein müssen.

O. Hertwig vertritt die hier kurz dargelegte Auslösungshypothese und bezeichnet den Gegensatz zwischen der Zerlegungshypothese Weismann's und seiner Ansicht durch folgende Sätze: „Nach Weismann muss eine Zelle das werden, was sie ist, weil sie nur mit dieser bestimmten Anlage durch den im voraus schon im Keimplasma gegebenen Entwickelungsplan ausgestattet worden ist. Wir dagegen machen die Entfaltung der Anlagen abhängig von Bedingungen und Ursachen, die außerhalb der Anlagensubstanz der Eizelle liegen, aber trotzdem in gesetzmäßiger Folge durch den Entwickelungsprozess produziert werden (1894, p. 98, 99). Am Schlusse derselben Abhandlung heisst es: „Indem unsere Theorie eine hoch und spezifisch organische Anlagesubstanz verlangt, diese selbst aber sich auf epigenetischem Wege . . . zum Endprodukt umwandeln lässt, wird durch sie der Gegensatz zwischen Evolution und Epigenese in einem gewissen Maße ausgeglichen“ (p. 136).

Dieser Bemerkung gegenüber muss hervorgehoben werden, dass der angedeutete Gegensatz gar nicht existiert. Beide Forscher sind qualitative Präformisten, indem beide physiologische Eigenschaftsträger (Biophoren, Idioblasten) von, den Strukturmerkmalen entsprechend, verschiedener Art in der Keimzelle annehmen.

Was Hertwig in dem vorstehenden Satze als „epigenetischen Weg“ bezeichnet, das gilt also nicht für die Umwandlung der Anlagesubstanz (denn die in ihr enthaltenen Anlagen verwandeln sich nicht während der Ontogenese, sondern sie werden nur aktiv), sondern nur für den Gegensatz zwischen Zerlegung der Anlagenmasse infolge einer entsprechenden Architektur (einschließlich erbungleicher Teilung) und Auslösung der Aktivität bestimmter Anlagen aus der gegebenen Gesamtmasse derselben durch äußere Bedingungen. In Weismann's Hypothese ist die endgültige Anordnung der Somaqualitäten bedingt durch eine in der Architektur der Anlagenmasse vorausbestimmte Verteilung der Anlagen während der Ontogenese, was eine Aufspaltung der Anlagenmasse zur Folge hat. Nach Hertwig's Hypothese behalten sämtliche aus der Keimzelle hervorgehenden Somazellen den Gesamtbestand der Anlagen, und

die typische Anordnung der Strukturmerkmale kommt zustande durch die Auslösung einzelner Anlagen in bestimmten Zellen, indem sukzessive, während der Ontogenese besondere[1]) Reize zur Wirkung gelangen.

Es handelt sich also keineswegs um den Gegensatz von Evolution und Epigenese der Somamerkmale, d. h. nicht um den Gegensatz zwischen anlagenhaltigen (Präformismus) und anlagenfreien Keimzellen (Antipräformismus), sondern lediglich darum, ob die Bedingungen für das zeitlich und örtlich bestimmte Auftreten der Somamerkmale bereits in der Keimzelle gegeben seien oder ob diese Bedingungen während der Ontogenese Stufe für Stufe erst durch den Entwickelungsprozess selbst gesetzt werden. Es heisst hier nicht: Evolution oder Epigenese, sondern: Zerlegung der Anlagenmasse oder Auslösung der Aktivität der Anlagen? Es scheint mir wichtig, das besonders hervorzuheben. weil beide Gegensätze auf ganz verschiedene Probleme abzielen. Eine Unklarheit wird durch die Bezeichnung „Präformation" veranlasst, da sie einerseits das Vorhandensein von Anlagen ausdrücken kann, andererseits die von Weismann angenommene Vorausbestimmung der Anlagenverteilung durch eine Keimplasmaarchitektur, also zwei wesentlich verschiedene Dinge. Aber unter Präformismus hat man stets das erstere verstanden. Ebenso ist es übrigens mit dem Worte „Epigenesis"; es kann Nacheinanderbildung der Teile und Qualitäten oder auch der Bedingungen der Entstehung derselben bedeuten. Nimmt man in jedem Falle die zweite Bedeutung an, so bezeichnet die Frage „Präformation oder Epigenesis?" unzweifelhaft ein wesentlich anderes Problem als früher. Hertwig scheint das Problem in dieser Form zu fassen, während Weismann, im ursprünglichen Sinne, unter Evolution oder Präformation die Forderung von qualitativ verschiedenen Anlagen versteht, der ja auch Hertwig gerecht wird. Wir haben „Präformation" als den weiteren Begriff und „Evolution" als eine Art der Präformation, nämlich der Organpräformation im Sinne der Ovulisten und Animalkulisten genommen. Nach Samassa (1896) steht historisch der Begriff der Epigenesis den „Systemata praedelineationis" gegenüber und letztere umfassen Evolution und Präformation, erstere die Organvorbildung im Ei, letztere die im männlichen Samen bedeutend. Dieser Unterschied zwischen Evolution und Präformation ist heute hinfällig, so dass die Begriffe zusammenfallen. Vielleicht ist es nicht unpraktisch, die Identität der Begriffe Evolution und Präformation aufzugeben, da die „Entfaltung" der Anlagen in den modernen Präformations-

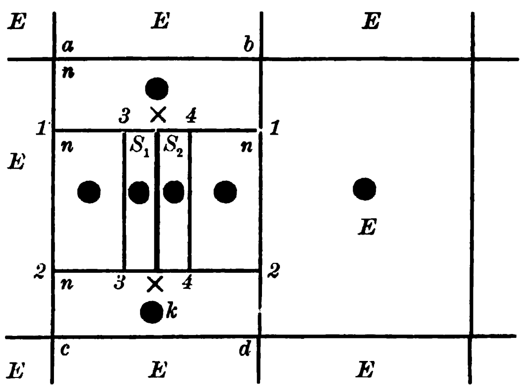
1) Die Besonderheit der Reize ist notwendig, weil die Protoplasten mit gleicher Reaktionsfähigkeit (Anlagen) ausgestattet sind, bei Gleichheit der Reize also nur gleiche Reaktionen stattfänden, was nie zu einer Differenzierung führen könnte.

hypothesen doch ein ganz anderer Begriff ist als der „Evolutions"-Vorgang der alten Theoretiker.

Das folgende Beispiel von der Entwickelung des Spaltöffnungsapparates am Blatte von *Tradescantia* mag die vorliegenden Fragen noch einmal kurz illustrieren.

Der Spaltöffnungsapparat besteht bei *Tradescantia* aus zwei Schließzellen (S), wie bei allen übrigen Pflanzen, und vier diese umgebenden sogen. Nebenzellen (n). Diese ganze Gruppe von sechs Zellen geht durch bestimmte Teilungsvorgänge aus einer den angrenzenden Epidermiszellen (E) gleichartigen Zelle ($a\,b\,c\,d$) hervor. Die Zelle $a\,b\,c\,d$ zerfällt zunächst durch die Querwand *1 1* in zwei ungleich große Zellen, die in der Zeichnung obere $a\,b$ *1 1* und die doppelt so große $c\,d$ *1 1*, dann diese in zwei unter sich und mit der oberen der Größe nach übereinstimmende Zellen $c\,d$ *2 2* und

Fig. 2.



Schema des Spaltöffnungsapparates einer *Tradescantia*. S_1 und S_2 die beiden den Spalt begrenzenden „Schließzellen", n die „Nebenzellen", $a\,b\,c\,d$ der gesamte Apparat, E die angrenzenden Epidermiszellen, k die Kerne.

2 2 1 1. Um diese letztere teilt sich nun noch weiter und ebenfalls zunächst in zwei ungleich große Stücke *1 3 3 2* und das doppelt so große *3 4 1 2 4 3*, diese nun wiederum in zwei gleiche *4 1 2 4* und *3 4 4 3*, von denen die letztere die Mutterzelle der beiden Schließzellen wird, indem sie sich noch einmal durch die Wand $\times\,\times$, welche sich zum Spalte trennt, in S_1 und S_2 teilt.

Sämtliche Zellen des Feldes $a\,b\,c\,d$, das ursprünglich unter den jungen Epidermiszellen nicht weiter auffiel, sind von den Epidermiszellen des fertigen Blattes verschieden, die Nebenzellen durch ihre Größe und Dicke, die Schließzellen von beiden durch ihre Größe, Form, Membranskulptur, Chloroplasten und ihre spezifische Funktion.

Der Zerlegungshypothese nach wäre der Kern der Zelle $a\,b\,c\,d$ verschieden von denen der Epidermiszellen E, weil er die Anlagen für die Neben- und Schließzellen enthält. Für die Entstehung

dieses Unterschiedes ist demnach erbungleiche Teilung vorauszusetzen. Auf einem anderen Wege kann aber auch die weitere Differenzierung von *a b c d* nicht verstanden werden. Der Tochterkern, der in die Zelle *c d 1 1* gelangt, muss andere und mehr Anlagen enthalten als der in *a b 1 1* verbleibende und diese Anlagen müssen wiederum unter sich verschieden sein, weil noch drei Neben- und zwei Schließzellen gebildet werden. Von den beiden Tochterzellen, in welche *a b c d* zerfällt, muss der Kern der größeren die Anlagen für die späteren Schließzellen zuerteilt erhalten. Was weiß man von den Mitteln, durch welche gerade diese Zerlegung stattfinden muss? Ein „Es sei ebenso“ wird doch niemand auszusprechen wagen, wenn er angewiesen ist, eine Erklärung zu geben. Und alle „Affinitäten“, die man erfinden könnte, um dieses „So sein“ als notwendig erscheinen zu lassen, sind eben zweckeshalber erfunden und bedürfen ihrerseits der Begründung sowohl ihrer Erklärungsfähigkeit wie der Berechtigung für ihre Annahme. Eine Hypothese darf sich niemals auf das „So sein“ einer Tatsache oder Annahme berufen, und Affinitäten schieben das Problem zurück; denn wo liegt ihre Notwendigkeit, doch wohl nicht in dem, was sie selbst notwendig machen sollen, in der adäquaten Anlagenzerlegung? Was wird man aber von Affinitäten mehr beweisen können als dass sie eben so seien?

Gemäß der Auslösungshypothese enthalten die Epidermiszellen sowohl wie die Zelle *a b c d* in ihren Kernen die Anlagen für sämtliche Merkmale der Art, und in der Tat vermag ja bei manchen Pflanzen fast jede Epidermiszelle auch ausgewachsener Blätter eine ganze Pflanze hervorzubringen. An Stelle der aus „inneren Ursachen“ erfolgenden erbungleichen Teilung der Kerne tritt nun hier eine Ungleichheit der auslösenden Reize. Wo sind aber nun an der Zelle *a b c d* so spezifisch verschiedene Reize aufzufinden, welche veranlassen könnten, dass in dem Kern der Tochterzelle *a b 1 1* die nur zu dieser, aber in dem der Zelle *c d 1 1* die ihr zugehörigen Anlagen und in der Mutterzelle der Schließzellen wiederum besondere Anlagen aktiviert werden? Und wie ist es zu erklären, dass an allen den Zellen des Blattes und der Blätter der Pflanze, wo ein Spaltöffnungsapparat entsteht, auch das zugehörige Reizsystem abläuft? Die präformistische Auslösungshypothese erklärt ebensowenig das Problem wie die Zerlegungshypothese; leider fehlen auch ihr die zureichenden Gründe für ihre Annahmen.

3. Die Erklärung der Gestaltung.

Die Untersuchung der materiellen Anlagen für die Formung (III, 3) hat ergeben, dass Formen nur regulativ durch solche Anlagen präformiert sein können, unter der Voraussetzung, dass die Form einer lebendigen Masse durch die Einwirkung einer qualitativ

verändernden Substanz, aus der die Anlage selbst besteht oder welche sie abscheidet, mit der Qualität der Masse verändert werden kann. Es ist von Interesse zu bemerken, dass der materielle Präformismus also nicht nur die qualitativen Differenzen des Soma, die Strukturmerkmale, sondern auch die Formunterschiede seiner Teile aus nur qualitativ verschiedenen Anlagen ableiten muss. Sämtliche Anlagen könnten ihrer Form nach gleich sein, da nur ihre Teilungen verschieden zu sein brauchen. Dies Ergebnis kommt dadurch zustande, dass nur formbestimmende, nicht aber Somaformen enthaltende materielle Anlagen denkbar sind, so dass die Anlagen für verschiedene Formteile nur ihrer „formbestimmenden Kraft" nach verschieden sein müssen.

Wir haben zwei besondere Fragen in diesem Abschnitte zu erledigen, das Problem der Somaform, resp. Organform, und das der Zellform. Im Anschluss an dieses aber noch das der Strukturformung (Zustandekommen einer bestimmten Form, eines bestimmten Baues der Plasmaprodukte).

Beide Probleme lassen sich in ein bestimmtes Verhältnis zueinander bringen. Betrachtet man die Somaform als ein Produkt der Gesamtheit der Zellformen, so ist die Somaform durch die Summe der Zellformen bestimmt und es erübrigt, das Zustandekommen der spezifischen Zellformen durch Anlagen zu erklären. Es lassen sich jedoch ebensogut größere Somaeinheiten als die der Zelle wählen, und man könnte das Soma seiner Gestalt nach als ein Ergebnis der bestimmten Form dieser Aggregate von Zellen, z. B. von Organen, ansehen. Diese Auffassung der Somaform läuft demnach stets darauf hinaus, die Form des Soma als ein Ergebnis der spezifischen Formbestimmung seiner Teile zu erklären.

Anders als ein solches passives Ergebnis wird man die Somagestaltung mit Hilfe formbestimmender Anlagen kaum deuten können. Die Umkehrung ist auf dem Boden der materiellen Präformation jedenfalls nicht möglich.

Das Problem der Somaform reduziert sich also auf ein Problem der materiellen regulativen Präformation der Form von Somateilen oder Somaeinheiten.

Das naheliegendste ist es, die Zelle als Formeinheit des Soma zu wählen.

Wenn bei den Zellteilungsprozessen, welche die Vergrößerung und Differenzierung der wachsenden Keimzellenmasse begleiten, jede Zelle eine formbestimmende Anlage erhielte und wenn alle Zellen so bestimmt würden, dass durch ihre spezifische Form eine bestimmte Somaform resultierte, wenn sie durch die Wirkung ihrer Formanlage die Gestalt erhielten, welche sie im fertigen, typisch gestalteten Soma tatsächlich haben, dann wäre die Somagestalt als notwendiges Ergebnis dargetan, das Problem also gelöst.

Es spielen auch hier die Momente der Entfaltung und Entfaltungsharmonie die wesentliche Rolle für die Möglichkeit der Hypothese. Wodurch ist die adäquate Anordnung, das Eintreten der Anlage in die richtige Zelle gewährleistet, wodurch die rechtzeitige Aktivierung der Anlage?

Bezüglich der letzteren Frage sind die Formanlagen gegenüber den Strukturanlagen im Vorteil, weil man die Annahme machen könnte, dass die zu einer bestimmten Zelle, etwa einer Nervenzelle, gehörigen Formanlagen eben nur in dieser bestimmten, durch die Strukturanlagen gegebenen Plasmaqualität wirksam zu werden vermögen; wenigstens dürfte sich die Auslösungshypothese (vgl. IV, 2) darauf berufen. Denn sind in jeder Zelle alle Formanlagen vertreten und ist nur die zugehörige durch die histologische Qualität der Zelle auslösbar, so ist nicht nur die Aktivierungsfrage, sondern sogar die nach der Anordnung gelöst. Aber freilich, woher die adäquate Anordnung der Strukturanlagen?

Für die durch Zerlegung herbeigeführte Anordnung der Formanlagen gilt dasselbe wie für die Zerlegungshypothese seitens der Anlagen für die Strukturmerkmale (vgl. IV, 2); es sind Voraussetzungen („Affinitäten" etc.) nötig, die nicht Erklärungen, sondern Umschreibungen des zu Erklärenden sind.

Wir haben bisher angenommen, jede Zelle erhalte eine besondere Formanlage; es ließe sich auch denken, dass Gruppen von Zellen, Zellaggregate oder sogar Organe, je eine Anlage erhielten. Da die Fragen der Anordnung u. s. w. dadurch nicht geändert werden, gehen wir auf diese Modifikationen nicht weiter ein.

Aus dieser Überlegung, dass die formbestimmte Somaeinheit beliebig groß gewählt werden darf, folgt jedoch noch etwas anderes, nämlich dass man auch das ganze Soma als Einheit der Formbestimmung durch eine Anlage setzen könnte. Das wäre doch gewiss das einfachste. Denn ob eine Anlage die Form einer großen oder einer kleinen Masse bestimmt, ist in bezug auf die Art der Wirkungsweise doch gleichgültig.

Da nun verschiedenen Arten angehörende Somata der Qualität ihrer lebendigen Masse nach verschieden sind, wozu bedarf es dann einer besonderen Anlage, um zu diesen Verschiedenheiten besondere Formen zu bewirken, es genügt doch die gegebene Verschiedenheit der Keimzellenmassen? Dasselbe gilt für die Zellen. Wenn sie an sich schon qualitativ differenziert sind (auf Grund von Strukturanlagen etwa), wozu noch formbestimmende Anlagen, da ihrer eigenen Qualität doch eine besondere Form entsprechen könnte?

Aber davon abgesehen: lässt sich auf irgend eine Weise denken, wie eine durch Regulation der Qualität wirkende Anlage die Form des Soma bestimme und lässt sich überhaupt denken, wie der bestimmten Qualität einer Masse notwendigerweise eine ganz bestimmte

Form entspreche? Das dürfte wohl kaum jemand bejahend beantworten, er müsste denn z. B. aus der Qualität des Quarzes seine Kristallform erklären, als notwendige Folge aus ihr ableiten können.

Nun steht das Soma in dieser Hinsicht in keinem anderen Verhältnis zu einer formbestimmenden Anlage als die Zelle. Es gilt also dasselbe auch für die Zellform.

Im Grunde wird also die Möglichkeit der Formentwickelung einer Masse vorausgesetzt und durch die Anlage nur eine Modifikation dieser Entwickelung bestimmt. Denn dafür, dass die Anlage eines Protoplasten überhaupt zu diesem heranwächst, also Formveränderungen durchläuft, dafür kann nicht die formbestimmende Anlage verantwortlich gemacht werden. Wie sollte sie es denn anfangen? Sie ist nicht die Ursache einer Form, sondern kann nur die Ursache einer Formveränderung der aus eigenen Gründen wachsenden Masse sein.

Ferner besteht nach den Lehren von Weismann und de Vries im Einklange mit den Forderungen des materiellen Präformismus und den Ansichten der Physiologen die Protoplasmamasse der Zelle aus selbständigen physiologischen Einheiten, ist ein Aggregat von solchen, die sämtlich Abkömmlinge der Zellanlage sind, welche durch Teilung und Zuwachs der jedesmaligen Tochterteilchen die gegebene Plasmamasse erzeugte. Wie will man sich diese durcheinander flutende Masse gleichartiger Einheiten denn durch die Anlage zu einer bestimmten Gesamtform gezwungen denken? Wenn die Anlage direkt oder indirekt regulativ wirkte, so kann sie doch nur an den Einheiten ihren Angriffspunkt finden, und diese würden auf die gleiche Wirkung vermöge ihrer qualitativen Gleichheit auch alle gleichartig reagieren müssen. Nun wird aber doch gewiss nicht die Form eines sternförmigen oder verzweigten Protoplasten dadurch erreicht werden können, dass die ihn aufbauenden Einheiten sternförmig oder verzweigt sind!

Welche neuen Hypothesen will man ersinnen, um diesen Schwierigkeiten zu entgehen? Und wie will man durch neue Hypothesen die erste Hypothese wahrscheinlicher zu machen hoffen? Denn man muss sich erinnern, dass die Voraussetzung für die Möglichkeit der Formanlagen einerseits die Mäßigkeit der Anlagen für Strukturmerkmale, andererseits die Lösbarkeit des Anordnungsproblems ist. Und mit diesem letzteren sind auch die beiden anderen unlösbar. Das Problem der adäquaten Anordnung der Strukturanlagen aber hat sich als unlösbar erwiesen.

Schließlich eine letzte Schwierigkeit, die der Hypothese aus den Skulpturen mancher Plasmaprodukte entspringt.

Viele Pflanzenmembranen sind ausgezeichnet durch komplizierte Skulpturen, z. B. die mit sogen. Hoftüpfeln versehenen Membranen der Nadelholztracheiden. Es ist schlechterdings unmöglich, dass

membranbildende „Biophoren“ oder „Pangene“ diese Gebilde herstellen, ohne in ganz bestimmter Weise mit und ineinander zu arbeiten, wie Arbeiter an einem Bauwerk. Und welche dirigierenden Kräfte wären da, um diese Leistung zu übernehmen?

Und zuletzt, wer will versuchen, sich eine solche Vorstellung von „Anlagen für den Zell- und Kernteilungsvorgang“ zu machen, dass dieser Prozess notwendigerweise aus der Beschaffenheit und Tätigkeitsart dieser Anlagen erfolgen muss?

4. Rückblick auf den Begriff der materiellen Anlage und Gesamtergebnis.

Wir hatten im dritten Teile unserer Untersuchung den Begriff der materiellen Anlage bestimmt und waren zu dem Ergebnis gekommen, dass mit de Vries und Weismann physiologische, lebendige Einheiten als Anlagen und Konstituenten des Protoplasmas anzunehmen seien, wenigstens war mit solchen die einfachste Lösung des Problems ermöglicht. Wir hatten die Leistungsfähigkeit dieses Begriffes der Anlage für die ontologischen Probleme untersucht unter der Voraussetzung der Zulässigkeit dieses Begriffes.

Jetzt haben wir zu fragen: ist der Begriff der lebendigen materiellen Anlage, in der Form, in welcher die Korpuskularhypothese ihn fordert, eine zulässige Voraussetzung der auf ihm erbauten Hypothese?

Im Interesse der ontologischen Probleme mussten wir den Anlagen verschiedene Eigenschaften beilegen, von denen die wesentlichen waren: die Fähigkeit, durch ihren Stoffwechsel ein Plasmaprodukt zu erzeugen und die Fähigkeit, sich zu vermehren, also sich zu teilen und zu ergänzen.

Wir wissen nicht, wie ein Plasmaprodukt entsteht, sondern nur, dass es entsteht. Also wissen wir auch nichts darüber zu sagen, wie eine Konstituente des Protoplasten (Einheit, Anlagenderivat) ein solches Produkt erzeugt; denn diese ist nach Analogie des wahrnehmbaren Protoplasten definiert.

Dadurch, dass die zahlreichen Membranen, Muskel- oder Nervenfibrillen erzeugenden Plasmaeinheiten gemäß ihrem spezifischen Stoffwechsel solche Substanzen erzeugen, entsteht aber ferner noch keine bestimmt aufgebaute und geformte Membran oder Fibrille, höchstens eine formlose Masse wie in den Produktionen von Drüsenzellen. Was veranlasst also die Einheiten so zusammenzuarbeiten, dass ein bestimmt geformtes Produkt entstehen muss? Diese Frage wurde bereits im vorhergehenden Abschnitt besprochen.

Es bleibt die Vermehrungsfähigkeit zu untersuchen. Im dritten Kapitel (Abschnitt 3) wurde gezeigt, warum eine solche Fähigkeit angenommen werden müsse. „Das Biophor, sagt auch Weismann, besitzt die wunderbare Eigenschaft des Wachstums und der Spaltung

in zwei unter sich und dem Stammolekül gleiche Hälften" (1902, I, p. 412).

Bei der Vermehrung ist selbstverständlich vorausgesetzt, dass die Derivate dem Ausgang gleichen, es muss also Teilung und Ergänzungswachstum stattfinden.

Da die lebendigen, das Protoplasma zusammensetzenden Einheiten nicht selbst wieder aus gleichen Teilen bestehen, nicht ihrerseits aus Einheiten zusammengesetzt sind[1]), so müssen ihre Konstituenten (die chemischen Molekule also) qualitativ verschieden sein, schon deshalb, weil Stoffwechsel in den Anlagen stattfinden soll. Wachstum der Anlage könnte also nur dadurch vor sich gehen, dass die zusammensetzenden Moleküle sich vervielfältigen, Teilung in gleichartige und dem Ausgangspunkt gleiche Teile nur dadurch, dass nach einem bestimmten Maße der Vervielfältigung der Moleküle, die Anlage in zwei Teile zerfällt. Wo aber die Bedingungen und Ursachen solcher Prozesse liegen und ob überhaupt dergleichen stattfinden kann, wird niemand glauben überzeugend nachweisen zu können. Wenn Weismann seinem soeben zitierten Satze hinzufügt: „wir ersehen daraus, dass hier ebenfalls bindende und abstoßende Kräfte, Affinitäten, wirken müssen" (1902, I, p. 412), so ist dieses „Müssen" doch nichts anderes als ein von dem zu erklärenden Momente im Interesse seiner Erklärbarkeit gefordertes und zu lösendes Postulat, aber keineswegs eine Erklärung.

Schon Haacke hat diesen Punkt treffend kritisiert, indem er zeigte, dass bei Annahme einer Teilung der „Ide" (des Gesamtanlagenkomplexes für ein Individuum) nicht verständlich wird, wie die Tochterbiophoren sich zu der typischen Keimplasmaarchitektur wieder zusammenfinden (Affinitäten!); andererseits, dass der Zerfall eines vorher nicht in seinen Biophoren vervielfältigten Ids eines Teils keine zureichende Ursache erkennen lässt, außerdem aber zur Forderung eines Ergänzungswachstums der einen Hälfte führt, also zur Annahme einer Regeneration. Man findet demnach an den Anlagen wieder, was man mit Hilfe der Anlagen am Individuum selbst zu erklären suchte (Haacke 1893, p. 16, 17). Mit Recht sagt Driesch: „Somit wird das zu Erklärende zu einer Grundvoraussetzung der Theorie selbst! Wir brauchen jetzt eine Theorie für die Idregeneration! Wer gibt sie uns? Weismann's Ide sind selbst kleine Tiere oder Pflanzen, ausgestattet mit Eigenschaften regulatorischer Art, wie sie den wenigsten wirklichen Organismen in solchem Maße zukommen!" (1901, p. 185).

Wir finden, dass die Theorie der materiellen Präformation bezüglich ihrer Voraussetzung, der Anlage, Annahmen fordert, welche

1) Wenigstens wäre das eine unnötige Komplikation und die Frage wäre nicht abzuweisen, wie denn die Einheiten der Einheiten beschaffen seien. Das Problem der „letzten", nicht zusammengesetzten Einheit bleibt also auf alle Fälle bestehen.

der Kritik in keiner Weise standzuhalten vermögen; und als Gesamtergebnis, dass die Erklärung der ontologischen Probleme auf Grund materieller Präformation keine Erklärung, sondern Umschreibung, eine dogmatisch-materialistische Verbildlichung dieser Probleme ist.

V.

Schluss.

Wenn das Ergebnis unserer Untersuchung die Überzeugung ist, dass die Korpuskularhypothesen nicht imstande sind, das Problem der Ontogenese zu lösen, ja, dass sie ihren methodologischen Fundamenten nach durchaus unfähig zu einer solchen Leistung sind, so verkennen wir damit keineswegs ihren heuristischen Wert.

Darwin gelang es durch Aufstellung einer solchen Hypothese eine Beziehung zwischen scheinbar fremdartigen Erscheinungen herzustellen, wie Weismann und de Vries gebührend hervorgehoben haben. Wenn aber Weismann gegenüber Darwin's Theorie sagt, dass sie nur „eine ideale Theorie war, d. h. weil (sie) auf Erklärungsprinzipien gegründet war, deren Realität zunächst gar nicht in Frage kam“ (1892, p. 10), so dürfen wir erwidern, dass darin ihr Vorzug liege, ebenso wie in der Theorie von de Vries, der ausdrücklich eine Hypothese über das Anordnungsproblem abwies (vgl. seinen Satz oben, IV, 2). Denn die Annahme von „Anlagen“ kann nur eine heuristische Bedeutung haben, ihre Realisierung zu materiellen Teilchen führt zu keiner wirklichen Erklärung der Tatsachen. Ein fruchtbarer Sinn bleibt dem Begriffe der „Anlage“ nur gewahrt, wenn man ihn als fiktiven Hilfsbegriff für die Beziehungen zwischen den Tatsachen auffasst und sich dessen stets bewusst bleibt.

Wenn de Vries in den oben zitierten Sätzen (1889, p. 67 u. 1903, p. 692) die Erklärung der Einzelprobleme oder Pangenesislehre von der Zukunft erwartet, so glaube ich insofern weiter gehen zu müssen, als ich nicht anerkennen kann, dass eine solche Erwartung auf Erfolg rechnen dürfe, weil ich allen Korpuskularhypothesen nur einen formalen, heuristischen Wert zusprechen kann. Von diesem aber kann man sich überzeugen, wenn man sich die theoretischen Methoden vergegenwärtigt, mit deren Hilfe die moderne Bastardlehre, an deren Fortschritten de Vries bekanntlich einen so hervorragenden Anteil hat, ihre Probleme formuliert. Ob es materielle Anlagen gibt oder nicht, ist für diese Untersuchungen völlig gleichgültig; nur darauf kommt es an, ob sie ein brauchbares Schema der Beziehungen zwischen den Tatsachen liefern.

Die materielle Präformation hat demnach denselben Sinn wie in der Chemie die Atomlehre. In den Fiktionen dieser Theorien Realitäten zu sehen oder zu suchen, heisst dogmatisch-materialistisch

verfahren. Ihr alleiniges und ausschlaggebendes Kriterium ist ihre praktische Brauchbarkeit für den empirischen Forscher, der das Material zu schaffen bemüht ist für einen wissenschaftlichen Bau, der nur auf erkenntnistheoretisch gesicherten Fundamenten in dauernder Festigkeit gegründet werden kann.

Die biologischen Korpuskularhypothesen sind die letzten Reste der dogmatisch-materialistischen Denkweise der Naturforschung des 19. Jahrhunderts; in den weniger komplexen Gebieten der Physik und Chemie hat diese Denkweise bei den großen Forschern längst ihre über das bloß Heuristische hinausgehende Geltung verloren (man möge die im Literaturverzeichnis angeführten Schriften von Mach, Stallo, Petzoldt und Poincaré vergleichen).

Im Grunde ist auch die Atomtheorie nichts anderes als ein Produkt des Präformationsprinzips in seiner materialistischen Form. Der Fehler liegt dabei in der Annahme, dass man aus konstruierten Begriffen mit logischer Notwendigkeit Tatsachen ableiten könne. Aber ein Naturgeschehen ist niemals aus konstruierten Begriffen erklärbar, sondern es ist nur aus allgemeinen empirischen Konstanten oder Gesetzen seiner formalen, nicht seiner qualitativen Bestimmtheit nach verständlich.

Wir werden Weismann Recht geben müssen, wenn er sagt, eine Determinante sei „nichts anderes als ein Element der Keimsubstanz, von dessen Anwesenheit im Keim das Auftreten und die spezifische Ausbildung eines bestimmten Teiles des Körpers bedingt wird. — In diesem allgemeinen Sinn sind Determinanten des Keims nichts Hypothetisches, sondern etwas Tatsächliches . . .“ (1902, I. p. 403). Der Keim muss notwendigerweise alle Bedingungen für die Ontogenese und für die Qualität ihres Geschehens enthalten; insofern, in diesem rein formalen Sinne, muss die „Determinante“ ein Element des Keims sein; und sie ist etwas Tatsächliches, sofern dieses Abhängigkeitsverhältnis eine tatsächliche Beziehung zwischen Keim und Soma ist.

„Die Hypothesen, schließen wir mit Weismann's Worten, fangen erst an, wenn es sich darum handelt, dieselben aus bloßen Symbolen zu Wesen aus Fleisch und Blut zu machen, und zu sagen, wie sie beschaffen sind“ (l. c. p. 403)[1]).

Weismann hat einen weiten und in seiner künstlerischen Architektur bewunderungswürdigen Bau auf dem Fundament jener Symbole errichtet. Aber länger als dieser Bau werden die Fundamente dauern, mit Hilfe deren es Weismann gelang, die Grundprobleme der Entwickelung und der Vererbung in klare und feste Begriffe zu fassen.

1) Ich glaube Driesch Recht geben zu müssen, wenn er sagt, Weismann habe in seinen Iden und Determinanten „notwendige Begriffe verdinglicht“ (1901, p. 184).

Das positive Ergebnis unserer Untersuchung aber ist dies: der Materialismus muss aus einer Weltanschauung, die immer nur Metaphysik sein kann, zu einer Methode der Naturwissenschaft werden. Nicht nach dem Wesen der Dinge ist zu forschen, sondern nach ihren Beziehungen, nach den Gesetzen, welche die gegebenen Qualitäten in der gegebenen Ordnung halten. Indem wir diese Beziehungen des Gegebenen unter den Formen des Raumes, der Zeit und der Materie nach dem Prinzip der Kausalität aufsuchen und ordnen, folgen wir einer materialistischen Methode, welche der anschaulichen Natur unseres Denkens angemessen, und durchaus erkenntnistheoretisch gerechtfertigt dasteht. Erst indem die Hilfen der Methode, ihre Darstellungsmomente, zu Realitäten gestempelt und als solche geglaubt werden, beginnt der Materialismus ein Dogma, Metaphysik zu werden. Lange hat den Materialismus (in seiner bekannten „Geschichte des Materialismus") mit Bewusstsein als die Methode der Naturwissenschaft vorgetragen.

Literaturverzeichnis.

Darwin, Das Variieren der Tiere und Pflanzen. Übers. von V. Carus. Stuttgart 1868 (Bd. 2, Kap. 27).

Driesch, 1894. Analytische Theorie der organischen Entwickelung. Leipzig.

— 1896. Die Maschinentheorie des Lebens. Biol. Centralbl., Bd. 16.

— 1899. Die Lokalisation morphogenetischer Vorgänge. Leipzig.

— 1901. Die organischen Regulationen. Vorbereitungen zu einer Theorie des Lebens. Leipzig.

— 1905. Der Vitalismus als Geschichte und als Lehre. Leipzig.

Haacke, Gestaltung und Vererbung. Eine Entwickelungsmechanik der Organismen. Leipzig 1893.

Haeckel, Über die Wellenzeugung der Lebensteilchen oder die Perigenesis der Plastidule. 1875 (Gemeinverständliche Vorträge und Abhandlungen aus dem Gebiete der Entwickelungslehre. Bd. 2, 2. Aufl., Bonn 1902).

Herbst, 1894. Über die Bedeutung der Reizphysiologie für die kausale Auffassung von Vorgängen in der tierischen Ontogenese. I. Die Bedeutung der Richtungsreize etc. Biol. Centralbl., Bd. 14.

— 1895. II. Teil: Die formativen oder morphogenen Reize. Ibid. Bd. 15.

— 1901. III. Teil: Formative Reize in der tierischen Ontogenese. Leipzig.

Hertwig, Oskar, 1892. Die Zelle und die Gewebe. I. Jena.

— 1894. Präformation oder Epigenese? Zeit- und Streitfragen der Biologie. I. Jena.

— 1898. Die Zelle und die Gewebe. II. Jena.

Mach, 1900. Die Prinzipien der Wärmelehre. 2. Aufl. Leipzig. (Besonders die Zusätze.)

— 1903. Die Analyse der Empfindungen. 4. Aufl. Jena.

Ostwald, Vorlesungen über Naturphilosophie. Leipzig 1902.

Petzoldt, Einführung in die Philosophie der reinen Erfahrung. Bd. 1. Leipzig 1900.

Poincaré, Wissenschaft und Hypothese. Übers. v. Lindemann. Leipzig 1904.

Samassa, Über die Begriffe „Evolution" u. „Epigenese". Biol. Centralbl., Bd. 16, 1896.

Sachs, Stoff und Form der Pflanzenorgane. Ges. Abhandl., Bd. 2. Leipzig 1893.

Stallo, Die Begriffe und Theorien der modernen Physik. Übers. von Kleinpeter. Leipzig 1901.

de Vries, 1889. Intrazellulare Pangenesis. Jena.

de Vries, 1901/03. Die Mutationstheorie. Leipzig. Bd. 1, 1901. Bd. 2, 1903.
— 1903. Befruchtung und Bastardierung. Vortrag. Leipzig.
Weismann, 1892. Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. Jena.
— 1902. Vorträge über Deszendenztheorie. Jena.

(Abgeschlossen im Juli 1905, Jena.)

Das Ende der Mimikryhypothese?

Von Dr. Franz Werner.

In den letzten Jahren sind drei Arbeiten über Mimikry erschienen[1]), welche von großer Bedeutung für das künftige Schicksal der Mimikrylehre sein dürften, eines Abschnittes der Wallace-Darwin'schen Selektionslehre, welcher wie kaum ein anderer im Kreise der naturwissenschaftlich Gebildeten Verbreitung gefunden und Bewunderung erregt hat und es ist bemerkenswert, dass gerade die Lepidopterologen (ich nenne hier auch noch den bekannten, im tropischen Asien viel gereisten H. Fruhstorfer), aus deren Forschungsgebiet die ersten, meisten und bekanntesten Mimikryfälle stammen, gegen die Mimikry Stellung nehmen.

Alle neueren Beobachter stimmen in dem Punkt überein, den ich schon im Jahre 1891 (Bd. XI, p. 363) im Biologischen Zentralblatt hervorgehoben habe, dass nämlich die Mimikrylehre von einer mehr weniger groben anthropomorphistischen Anschauungsweise ihren Ausgangspunkt nimmt; ich sagte damals: „Außerdem ist sehr wohl zu beachten, dass nicht jedes Tier, welches dem menschlichen Auge geschützt und gut angepasst erscheint, dies auch wirklich seinen Feinden gegenüber ist“ u. s. w.

Das gilt sowohl von der eigentlichen Mimikry als auch sicherlich von der Farbenanpassung an dem Aufenthaltsort. Beginnen wir z. B. mit den bekannten Mimikrybeispielen bei Schlangen. Giftlose Schlangen imitieren in verschiedenen Erdteilen Giftschlangen, die mit ihnen zusammenleben. Die amerikanische (fast ausnahmslos neotropische) Gattung *Elaps* wird von Arten aus den verschiedensten Kolubridengattungen (*Coronella*, *Simophis*, *Urotheca* etc.) nachgeahmt, die Seeschlangen durch *Chersydrus*, die Grubenottern der Gattung *Lachesis* durch *Corallus* und *Xenodon*, *Echis* durch *Dasypeltis*, *Vipera lebetina* var. durch *Zamenis ravergieri* u. a.

Was soll nun diese Ähnlichkeit den nachahmenden Schlangen nützen? Denn auf einen Nutzen, auf den Schutz durch die übereinstimmende Färbung und Zeichnung läuft ja die Mimikry hinaus. Die giftlose Schlange soll von ihren Feinden infolge ihrer Ähnlich-

1) L. v. Aigner-Abafi, Über Mimikry, Allg. Zeitschr. f. Entom. Bd. 7, 1902. Géza Entz sr., Áz Allatok szine és a mimicry (Farben der Tiere und Mimikry). In: Termész. Közlony XXXVI—XXXVII, 1904—1905. Paul Denso, Über Mimikry, Soc. Lépidopt. Génève, Bull I. 1905.

keit mit der giftigen verschont bleiben. Was ist hierbei die notwendige Voraussetzung? Dass die von Schlangen sich ernährenden Tiere giftlose verzehren, giftige aber verschonen. Wer kennt aber in Wirklichkeit irgend ein solches Tier? Wohl niemand; denn kein schlangenfressendes Tier macht irgendwelchen Unterschied zwischen giftlosen und Giftschlangen, höchstens wird letzteren gegenüber etwas mehr Vorsicht angewandt, aber gefressen werden sicherlich beide. Dass die Mimikry aber dem einzigen Feinde, dem der Unterschied nicht gleichgültig ist, dem Menschen gegenüber — selbst wenn wir ganz außer acht lassen wollten, dass höchst wahrscheinlich die phylogenetisch gar nicht unwichtigen Schlangenzeichnungen viel älter sind, als das Menschengeschlecht — ebenfalls nicht den geringsten Wert hat, geht aus dem Umstande hervor, dass Schlangen fast überall ganz gleichmäßig, von Wilden und Gebildeten erschlagen (von ersteren freilich auch gegessen) werden und dass ebenso die Schlangenverehrung nicht vor den Giftschlangen Halt macht; wenn sie in Afrika stellenweise (Dahomey) sich auf die Pythonen beschränkt (die wieder im übrigen Afrika von der einheimischen Bevölkerung gegessen werden), so werden von der farbigen (schwarzen) Bevölkerung Amerikas sicher ebensosehr auch die Krotalinen verehrt.

Es ist also sicher nicht der leiseste Grund vorhanden, anzunehmen, dass die Ähnlichkeit giftiger und giftloser Schlangen irgendwelchen Schutz für die letzteren vorstelle, ja bei dem Umstande, dass die Boiden die phylogenetisch ältesten Schlangen und die aglyphen Nattern sicherlich älter sind als die proteroglyphen und opisthoglyphen, von welchen letzteren man ja die Solenoglyphen (Viperiden) ableitet, darf man die Möglichkeit nicht außer acht lassen, dass gerade die Zeichnung der giftlosen Schlangen die ältere, dagegen die der Elapinen und Viperiden, die stets aus anderen Elementen sich aufbaut (s. Werner, Untersuchungen über die Zeichnung der Schlangen, Wien, K. Krawani, 1890), jüngeren Datums ist. Doch würde uns ein weiteres Eingehen darauf zu weit führen, nämlich auf die Möglichkeit der polyphyletischen Abstammung der Opisthoglyphen und Proteroglyphen.

Was die fragliche Mimikry der Insekten anbelangt, welche das bei weitem größte Kontingent zur Zahl der mimetischen Formen stellen, so sind hier schon von den vorzitierten Autoren genügend Einwände dagegen vorgebracht worden. Dass stechende Insekten, wie Bienen und Wespen nicht im mindesten vor ihren natürlichen Feinden geschützt sind und nicht nur zahlreichen Vögeln, sondern auch Eidechsen, Fröschen, Kröten und Spinnen zum Opfer fallen, ist eine jedem Naturbeobachter bekannte Tatsache; dass die giftigen *Danais*-Arten zum mindesten in Indien und zum mindesten von Eidechsen der Gattung *Calotes* ebenso gern verzehrt werden, wie

ihre Nachahmer, hat Finn[1]) nachgewiesen. Das wären die beiden Haupttypen der nachgeahmten Insektenformen; die wehrhaften. aktiv giftigen und die erst beim Genusse sich giftig erwiesen. Die letzteren sind vielfach durch lebhafte, grelle Farben (gelb, rot) ausgezeichnet (Warn- oder Schreckfarben); sie sollen ihrem Feinde noch vor dem Genusse, also rechtzeitig ihre Ungenießbarkeit signalisieren. Aber wo in aller Welt hat man beobachtet, dass dies der Fall sei. Entweder gehört der betreffende Feind zu den normalen Feinden der ganzen Klasse, der das Tier angehört (*Tropidonotus natrix* für *Salamandra maculosa* und *atra*, *Bombinator igneus* und *pachypus; Lacerta* für rote Wanzen aus den Gattungen: *Pyrrhocoris*, *Lygaeus*, *Therapha*, *Graphosoma*, *Strachia* u. s. w.); dann wird er dasselbe je nach Appetit früher oder später doch verzehren; oder der betreffende Feind erblickt ein solches Tier nur hie und da, dann wird er es in sehr vielen Fällen anzubeißen versuchen und dabei töten oder schwer verletzen, was ihm ebensowenig nützt.

Sind nun die angeblich geschützten Tiere nicht wirklich geschützt, dann sind es die angeblich sie nachahmenden ebensowenig; bei den Insekten ist eine harte Körperbedeckung eben eine viel bessere Verteidigungswaffe gegen ihre Feinde als übler Geschmack, von dem wir sicherlich nicht wissen, ob er auch den betreffenden Tieren so vorkommt. Stimmen doch in diesem Punkte nicht einmal verschiedene Menschenrassen, ja verschiedene Menschen überein, wie kann man da apodiktisch behaupten, dass das, was uns schlecht schmecke, auch einem Laufkäfer oder einer Eidechse schlecht schmecken müsse; dass es in vielen Fällen, nach den zu beobachtenden Zeichen des Abscheues und Ekels zu urteilen, wirklich der Fall ist, kann freilich nicht bestritten, ebensowenig aber kurzweg bejaht werden. Laufkäfer (*Caxabus*), deren Drüsensekret sich durch Schärfe und widerlichen Geruch auszeichnet, werden von Eidechsen, die ebenso „geschützten“ Wechselkröten von Wassernattern mit Begierde gefressen.

Es wird vielfach bedauert werden, dass die wirklich schöne, aber auf durchaus ungenügender Beobachtung beruhende Mimikry fallen soll; ich habe selbst in meinen Kollegien die Mimikryfälle besprochen, aber von Jahr zu Jahr mehr Einschränkungen machen müssen, so dass schließlich so gut wie nichts übrig geblieben ist.

Aber, so wird man fragen, die Farbenanpassung kann man doch nicht bestreiten? Die existiert doch wirklich, denn man sieht sie ja in so unzähligen Fällen, dass es unmöglich wäre, sie abzuleugnen.

Gewiss existiert sie, aber sicherlich in vielen Fällen, ohne dass

1) Journ. Asiat. Soc. Bengal LXV. 1896 p. 42—48.

das Tier Kenntnis davon hat, ohne dass es aktiv daraus Nutzen zieht und in vielen Fällen sehen wir, dass die Farbenanpassung entweder eine nicht genügende ist, um das Tier vor seinen eigentlichen Verfolgern zu schützen, oder dass das Tier durch Bewegungen den Nutzen der Anpassung paralysiert oder dass sie auch bei der größten Exaktheit der Ausführung nichts nützt, weil der Feind das Tier nicht mit dem Gesichtssinn, sondern mit Hilfe des Geruches aufspürt (Werner, l. c. p. 364).

Dass die Anpassungsfärbung in einzelnen Fällen keinen Schutz gewähren kann, lehrt eine einfache Überlegung. Wenn wir z. B. sehen, dass im Sudan alle Heuschrecken der Savanna und des Papyrussumpfes Farbenanpassung in hohem Grade zeigen, andererseits alle insektenfressenden Vögel und Eidechsen nahezu ausschließlich von eben diesen Heuschrecken leben, so beweist dies, dass der Schutz der Art nur in ihrer unendlichen Individuenmenge, nicht aber in der Färbung besteht. Ich habe sudanesischen Vogelmägen Dutzende von verschiedenen, durchwegs trefflich angepassten Heuschrecken entnommen.

Für das erste sehen wir, dass auch diejenigen Tiere, denen wir die beste Anpassung an den Aufenthaltsort zuschreiben, nämlich diejenigen, welche sich aktiv anpassen, in vielen Fällen ganz deutlich von ihrer Unterlage abheben. Der Laubfrosch, der auf einem Blatt eines Strauches unbeweglich, ja vielleicht schlafend, in der Sonne sitzt, kontrastiert durch seine hellgoldiggrüne Färbung deutlich von der des Blattes und noch auffälliger ist der Kontrast bei den oft in großer Zahl auf den dunkelgraugrünen Blättern der Agaven auf Korfu und Zante hockenden Laubfröschen. Kammolche, Hechte und Forellen sind von einem auch nur halbwegs geübten Auge im Sonnenschein auch bei vollkommener Farbenanpassung noch deutlich bemerkbar. Viel auffälliger noch ist der Unterschied der grünen Eidechsen unserer Gegend vom Boden. Gewöhnlich wird ihre grüne Färbung als besonders gute Anpassung angesehen. Dabei vergisst man aber, dass die grüne Färbung vielfach ein sekundärer Geschlechtscharakter des Männchens ist, während das Weibchen grau oder braun gefärbt ist, so dass man also, wenn man das grüne Männchen als gut angepasst ansieht, dies entweder für das anders gefärbte Weibchen negieren oder annehmen muss, dass beide nicht zusammen vorkommen, was ein offenbarer Unsinn ist. Nun wird aber vielfach die grüne Färbung von ihrem Träger direkt missachtet, so dass man oft prachtvoll grüne Männchen der *Lacerta viridis* auf Steinen, Baumstämmen, auf dem kahlen Erdboden sich sonnen sieht, wobei ihre grüne Färbung so weithin sichtbar ist, dass das Tier kaum unbemerkt bleiben kann.

Die Felseneidechsen der Gattung *Lacerta* sind wohl niemals grün, aber beileibe durchaus nicht immer dem Felsen in der Färbung

angepasst, ja mitunter geradezu auffällig, wie *Lacerta oxycephala, mosorensis, graeca* und andere. Sie paralysieren die auffällige Färbung völlig durch Schnelligkeit der Bewegung, während langsamere Arten (*Lacerta vivipara, parva, taurica*) besser angepasst erscheinen.

Die grünen Laubheuschrecken sind häufig eine Nuance heller als das Laub, auf dem sie sitzen. Wenn wir die Entstehung der Färbung auf Farbenphotographie zurückführen (s. Vosseler, Zool. Jahrb. Syst. 1903 XVII. Bd.), so ist die Erklärung dafür vielleicht nicht so schwierig; setzt aber die spätere Unveränderlichkeit der in der Jugend erworbenen Färbung voraus (was mit den Tatsachen zum mindesten nicht in Widerspruch steht). Da nämlich die grünen Heuschrecken aus der Gruppe der Lokustiden in früherer Jugend in Gras und dann auf jungem Laub leben und beides heller gefärbt zu sein pflegt, als das Laub in späterer Zeit, so muss die Heuschrecke, welche die Färbung des jungen Laubes trägt, heller sein, als das Laub im Sommer. Dass die Aufnahme grüner Pflanzen hier keine Rolle spielen kann, geht schon daraus hervor, dass die meisten grünen Laubheuschrecken, mit Ausnahme der Phaneropteriden, Raubtiere und Insektenfresser sind. Heuschrecken, die relativ spät im Jahre aus dem Ei kriechen (*Saga*), sind auch besser angepasst, als die übrigen (*Ephippigera, Thamnotrizon Chabrieri, Isophya camptoxipha* u. a.).

Als Beispiel für die Tatsache, dass viele Tiere auf ihre Anpassungsfärbung absolut nicht vertrauen, möge der Umstand angeführt werden, dass sie in einer oder der anderen Weise die Flucht ergreifen. Nur manche — und zwar sind dies merkwürdigerweise großenteils boden(erd)farbige Wirbeltiere, ziehen es trotz erheblicher Behendigkeit oft vor, sich zu ducken oder sonstwie regungslos verharrend, den Feind an sich vorüberziehen zu lassen; (Hasen, Feldhühner, *Coronella* und *Coluber*, Frösche der *Temporaria*-Gruppe), die meisten ergreifen die Flucht entweder durch Lauf (Eidechsen), oder Sprung (Laubheuschrecken im biologischen Sinne), Flug (Wüstenheuschrecken)[1]), oder Herabfallenlassen (Rüsselkäfer, Blattkäfer). Alle diese Hilfsmittel scheinen sich besser zu bewähren, als die Anpassungsfärbung.

Dass den ihre Beute mit Hilfe ihres Geruchsorganes aufsuchenden Tieren (Nasentiere Zell's) gegenüber eine Anpassungsfärbung nichts nützt, ja ein Vertrauen darauf solchen gegenüber direkt zum Verderben führt, habe ich (Biol. Zentralbl. t. c. p. 364) ebenfalls schon bemerkt. Wenn sie nun aber den Nasentieren

1) Werner, Ergebnisse einer zoologischen Forschungsreise nach Ägypten und dem ägyptischen Sudan I. Die Orthopherenfauna Ägyptens. SB. Ak. Wiss Wien CXIV. 1. 1905 p. 364.

gegenüber nichts nützt, den Augentieren[1]) gegenüber, welche durch scharfes Gesicht ausgezeichnet sind, aber auch nicht, wo soll dann schützende Ähnlichkeit noch von Nutzen sein?

Eine mächtige Stütze für die Mimikrylehre hat anscheinend das im übrigen ausgezeichnete Schillings'sche Buch „Mit Blitzlicht und Büchse" geboten. Aber auch nur anscheinend. Denn ebenso wie den Begriff der Symbiose, hat Schillings auch den der Mimikry falsch aufgefasst und was er Mimikry nennt, ist einfache Farbenanpassung.

Was sieht man nun an seinen zahlreichen Bildern, auch an den Giraffen- und Antilopenbildern? Man sieht die Tiere so deutlich als möglich, auch in denjenigen Fällen, in welchen der Verfasser die hochgradige Anpassung an die Umgebung (seine Mimikry) demonstrieren will. Est ist ganz außer Zweifel, dass sie, wenn sie vom Verfasser gesehen werden konnten, sie auch von einem anderen, tüchtigen Jäger, von den Eingeborenen, von allen Raubtieren, die mit Hilfe des Gesichtssinnes jagen, gesehen werden müssen. Die Farbenanpassung kann doch nicht als für Sonntagsjäger bestimmt werden. Die beiden, vom Verfasser als Mimikrybilder betrachteten charakteristischen Aufnahmen in „Blitzlicht und Büchse" (Gnubulle auf p. 344, Giraffen neben p. 408) lassen über die Sichtbarkeit der Tiere keinen Zweifel aufkommen. Ich selbst konnte manche Antilopenarten (*Cobus*, *Ourebia*, *Gazella*), obwohl kein Jäger, kurzsichtig und allerdings erst dann, wenn ich darauf aufmerksam gemacht wurde, in der ostafrikanischen Steppe, bezw. Wüste deutlich unterscheiden und längere Zeit beobachten. Wären alle diese Tiere wirklich vollkommen geschützt und angepasst, so würde man sie weder auf dem Bild wiederfinden, noch selbst von ihrer Umgebung unterscheiden können, weder Mensch noch Tier könnte ihnen etwas anhaben und sie müssten sich vermehren ins Ungemessene.

Sind aber Tiere mit Färbungsanpassung für einen Feind doch sichtbar, so kann ihr nicht die Bedeutung zukommen, die ihr zugeschrieben wird. Es frägt sich da immer wieder: Gehört das angepasste Tier in den Kreis der normalen Nahrungsobjekte eines anderen Tieres, so wird es von diesem durch Gesicht oder Geruch gefunden werden können; ist dies aber nicht der Fall, sondern der Feind nur ein gelegentlicher, so mag es ja immerhin sein, dass er das Tier mit der Anpassungsfärbung übersieht, ob aber einer solchen gelegentlichen Gefahr wegen ein derart komplizierter Schutzapparat, der oft nicht einmal richtig gehandhabt wird, nötig ist, diese Frage zu beantworten ist wohl nicht schwer.

1) Ich schließe mich hier Zell durchaus nicht absolut an; ich will mit der Annahme der obgenannten Bezeichnung nur sagen, dass bei den einen Formen der Geruchs-, bei den anderen der Gesichtssinn beim Nahrungserwerb der wichtigste ist, nicht aber, dass etwa die anderen deswegen verkümmert sein müssen.

Vielen Autoren hat die Beantwortung der Frage Sorge gemacht, ob denn die ersten Anfänge mimetischer Zeichnung schon nützlich sein könnten und ob sie, wenn dies nicht der Fall sei, nicht bald durch die Wirkung der natürlichen Zuchtwahl verschwinden würden.

Ich finde gerade diesen Punkt nicht so schwierig. Ein Merkmal, das seinem Träger nichts nützt, braucht ihm deshalb noch durchaus keinen Schaden zu bereiten und kann ohne weiteres vererbt werden. Es gibt eine Menge Dinge am tierischen Körper, deren Nutzen wir mit dem besten Willen nicht einsehen können. die aber doch so lange vererbt werden, dass sie schließlich als Gattungs- oder Familiencharaktere auftreten (s. Brunner v. Wattenwyl, Prodr. Orth. 1882, Vorwort p. VI).

Wenn also z. B. eine Fliege oder ein Käfer die Wespenzeichnung imitiert, so ist die Entstehung dieser Mimikry durchaus nicht so unbegreiflich; man muss nur bedenken, worin das auffallende der Wespenzeichnung besteht — in der Kombination von schwarz und gelb, bezw. gelbrot, verbunden mit einer Querbänderung des Abdomens oder eines entsprechend gelegenen Körperabschnittes; wie z. B. der Flügeldecken bei Käfern (*Clytus*). Nun tritt schon Querbänderung allein bei Insekten ungemein häufig auf, und zwar ebenso häufig an den Segmentgrenzen des Abdomens (bei solchen mit häutigen Flügeln), wie bei solchen mit stark chitinisierten, undurchsichtigen Vorderflügeln auf diesen, den „Flügeldecken“. Wo also das Abdomen in der Ruhestellung des Tieres nicht sichtbar ist, treten die Flügeldecken mit der entsprechenden Zeichnung dafür ein. Ebenso ist aber auf die Kombination von Gelb oder Rot mit Schwarz bei Insekten, namentlich bei Käfern eine ungemein häufige; was ist leichter, als dass die Querringelung mit der Kombination der beiden Farben zusammentrifft und dann erhalten wir eine Wespenähnlichkeit, die — wie bei *Trochilium* und *Clytus* — keinen Entomologen, sicher aber kein insektenfressendes Tier täuschen wird. Dass die mimetischen Dipteren (*Chrysotoxum*, *Spilomyia*) viel wespenähnlicher sind, rührt wohl von dem mehr übereinstimmenden Habitus, der ähnlichen Flügelhaltung und Lebensweise (beide findet man tatsächlich mit *Vespa* zusammen auf Umbelliferen) her.

Dasselbe gilt auch von den mimetischen Schlangen. Betrachten wir wieder die Nachahmer der Gattung *Elaps*. Fast nur in der neotropischen Region, sicherlich aber nur in Amerika leben Schlangen, welche die Kombination der drei Färbungen: schwarz-rot-gelb oder weiß oder schwarz-rot aufweisen; hier sind sie aber äußerst häufig und den bereits eingangs erwähnten Gattungen: *Coronella* (Subgen. *Ophibolus*, namentlich *micropholis*, *doliatus*, *gentilis*, *triangulum* u. s. w.), *Simophis*, *Urotheca* können noch *Atractus* (*elaps*), *Polyodontophis* (nur

zwei amerikanische Arten tragen die *Elaps*-Zeichnung: *annulatus* und *venustissimus*), *Cemophora*, *Hydrops* angereiht werden; dass aber auch opisthoglyphe Nattern, also ebenfalls Giftschlangen, wie *Scolecophis* und *Erythrolamprus* die *Elaps*-Färbung zeigen, spricht nicht sehr für die Mimikrylehre, denn die Opisthoglyphen sind, wie wir jetzt wissen, zum Teil ebenso gefährlich als gerade die amerikanischen *Elaps*-Arten, von denen nur *E. fulvius* und eventuell *surinamensis* als für den Menschen gefährlich in Betracht kommen, während die übrigen sehr wenig beißlustig sind, ganz wie *Platurus* unter den Seeschlangen. Man sollte nun glauben, dass gerade die giftigen Arten sehr zum Beißen geneigt wären, und die imitierenden, die ja mit ihrem Gebiss nicht mehr ausrichten können, als jede andere Natter, mehr durch die Färbung allein zu wirken suchen. Zum mindesten sind aber die *Ophibolus*-Arten recht erregbar, über die Biologie der übrigen ist nichts bekannt. Über Vergiftungen durch eine „mimetische" Opisthoglyphe (*Erythrolamprus aesculapii*) siehe Quelch, The Poisonous Snakes of British Guyana.

Finden wir also derartig elapidenartig gefärbte Schlangen nur in Amerika, so kann die Ursache nicht in den *Elaps*-Arten liegen, denn warum ist in Australien, wo die Hauptmasse der Elapinen haust, in Afrika und in Asien keine einzige Art so gefärbt? Es muss die Ursache in den (Ernährungs- oder klimatischen?) Verhältnissen der Region selbst liegen, wenn wir auch so gut wie gar nichts darüber wissen. und diese Verhältnisse haben die Färbung der *Elaps*-Arten ebenso wie die ihrer Nachahmer bestimmt. Es ist ja sehr betrüblich, dass wir statt einer so leicht verständlichen und allgemein ansprechenden Erklärung, als welche man die Mimikry zu betrachten gewohnt ist, ein neues, ganz ungeheures X einführen müssen; doch ist dieses X wenigstens der Wahrheit bedeutend näher.

Ich habe nun schon in meiner Dissertation die verschiedene Entstehung der *Elaps*- und *Coronella*- (*Ophibolus*-)Zeichnung nachgewiesen und die komplizierten ähnlichen Formen beider Zeichnungen von den einfachen, aber weit verschiedenen abgeleitet. Wir sehen auch hier wieder, dass erst dadurch, dass zu der weitverbreiteten Ringelzeichnung die, ich möchte sagen, spezifisch amerikanische Farbenkombination hinzutritt, eine mimetische Färbung entsteht, die allerdings bedeutend verwirrender ist, als etwa bei den Insekten, was aber durch den ganz übereinstimmenden Habitus der Schlangen überhaupt (und alle in Betracht kommenden Arten führen noch dazu ziemlich gleiche Lebensweise: Bodenbewohner und zum Teil auch Erdkriecher) hinreichend erklärt scheint.

Man könnte auch von einer Mimikry der Bewegungen sprechen. Bekannt ist die Haltung von *Coronella austriaca*, welche wegen ihrer ähnlichen Färbung und Größe, ebenso wie ihrer Bissigkeit wegen oft mit der Kreuzotter verwechselt wird. Die s-förmig horizontale Biegung

des Halses vor dem Zubeißen hat man vielfach als solche mimetische Körperhaltung angesehen, doch tun dies so gut wie alle bissigen Schlangen und nur, weil in Deutschland keine andere bissige Natter häufig vorkommt (die Äskulapschlange benimmt sich nämlich genau ebenso), konnte diese Meinung entstehen. Eine zweite mimetische Körperhaltung ist die Erweiterung des Halses; Nachahmung von *Naia* durch *Tropidonotus piscator*, *Coelopeltis moilensis*, *Dispholidus typus* (alle drei Fälle von mir zuerst beobachtet); von den dreien beziehen sich aber zwei selbst auf Giftschlangen und nur *Tropidonotus piscator* ist aglyph. Das dritte Beispiel ist das Rasseln mit der Schwanzspitze (Nachahmung von *Crotalus*); von mir beobachtet bei *Coronella* (*Ophibolus*) *getula*, *Spilotes pullatus*, aber auch bei unseren *Coluber longissimus*, der ja mit keinem *Crotalus* zusammenlebt; wahrscheinlich ist das Schwanzrasseln ein Zeichen hochgradiger Erregung und eine weitverbreitete Erscheinung.

Ich habe mich in meinen vorstehenden Ausführungen ganz vorwiegend an die Besprechung von Tieren gehalten, die mir aus eigener Anschauung bekannt sind und die ich zum großen Teile selbst lebend und zwar auch im Freien beobachtet habe. Es sind meine Erfahrungen keine solchen, welche ganz für die Mimikrylehre günstig sind; doch können sie durchaus nicht dahin führen, einen Nutzen der Anpassungsfärbung ganz für ausgeschlossen zu halten. Sie mag ja die Zahl der den natürlichen Feinden zum Opfer fallenden Individuen der geschützten Tierarten herabsetzen, sie kann aber freilich nicht einmal eine besonders starke Vermehrung unter ihrem Schutze bewirken. Die erste Bedeutung der Pigmentausscheidung ist zweifellos eine physiologische, wie ich ebenfalls schon (l. c. p. 367) hervorgehoben habe; die biologische, sei es als Schutz, sei es, wie manche Autoren auch meinen, als Art kennzeichen, ist sicherlich eine sekundäre. Was die Bedeutung der Zeichnung in letzterer Hinsicht anbelangt, so ist es bei einer variablen Art wohl etwas viel verlangt, dass die einzelnen Individuen alle Varietäten ihrer Art kennen sollen, die oft auf geringem Areale beisammen leben (vgl. die Heuschrecken aus der Gattung *Stenobothrus*, *Gomphocerus*, *Tettix*, die Eidechsen aus der Gattung *Lacerta* u. a.) und ich denke, dass hier ein exakteres Erkennungszeichen existieren muss, wenn wir nicht annehmen wollen, dass z. B. in einer Gattung die Erkennung der Individuen untereinander bei einer Art durch das Gesicht, bei der anderen etwa durch den Geruch stattfindet. Dass beide Sinne mitunter im Paarungstrieb unberücksichtigt bleiben, beweisen die Paarungsversuche männlicher Schlangen und Eidechsen in Gefangenschaft mit Weibchen aus ganz anderen Gattungen (*Python* mit *Boa*, *Iguana* mit *Ctenosaura* u. s. w.).

Ich komme also auch zu demselben Schlusse, wie die anfangs zitierten Autoren, dass „die durch Schutz- oder Trutzfärbung aus-

gezeichneten Tiere eigentlich nur von dem Menschen und auch da nur vor dem ungeübten Sammler geschützt sind, während ihr Kleid ihre wirklichen Feinde nicht zu täuschen vermag (v. Aigner-Abafi), dass die Anpassungsphänomene auf physikalische und physiologische Vorgänge (Farbenphotographie, Nahrung etc.) zurückzuführen sind (Denso) und dass wir die Nützlichkeit der Anpassungsfärbung als ein Nebenprodukt des Stoffwechsels zu betrachten haben (Entz).

Aber etwas bleibt von der Mimikry doch immer noch übrig, was wir mit den gegenwärtigen Einwürfen nicht aus der Welt schaffen können. Es sind das die Formanpassungen, die Erscheinung der Ahnlichkeit von Orthopteren mit Ästchen und Blättern, ihrer Eier mit Pflanzensamen, die Ähnlichkeit von Schmetterlings-(Geometriden-)Raupen mit dürren, knotigen Ästchen, von Kokons mit Früchten, von Käfern mit flechtenbedeckten Rinden (nicht nur Farben-, sondern auch Formanpassung, auch bei Phasmiden) u. s. w. Hier kommen wir weder mit Farbenphotographie noch mit ernährungsphysiologischen Prozessen aus. Die Tatsache der Ähnlichkeit, der teilweise hochgradigen Ähnlichkeit besteht und wir kommen darüber nicht hinweg, wenn wir uns auch mit Entz sagen, dass die vergleichende Biologie Besseres zu tun hat, als zu raten, welchem Ding dieses oder jenes Tier ähnlich sehe. Wir können keinesfalls annehmen, dass ein so eminent kompliziert blattartiges Tier, wie ein *Phyllum*, ein wandelndes Blatt (von der Farbe hier ganz abgesehen), plötzlich aus einer normalen Phasmidenform (und welche sollte dies sein, da alle mehr weniger morphomimetische Anpassung zeigen) etwa durch Mutation entstanden sei, denn bei der Mutation treten ganze Komplexe von neuen Merkmalen, wie sie die Blattförmigkeit des Körpers, der Beine und der Vorderflügel darstellt, meines Wissens kaum jemals auf; wir müssen also doch auf eine allmähliche Entwicklung durch zahlreiche Generationen zurückgreifen, wobei natürlich wieder die Frage auftaucht, ob die ersten, minimalen Stadien der Blattähnlichkeit schon einen solchen Nutzen haben konnten, dass sie durch Selektion verstärkt, vererbt und erhalten werden konnten — worauf man wieder die Antwort geben kann, dass es ganz und gar nicht nötig ist, dass das zu vererbende Merkmal (wenigstens soviel wir davon wissen) nützlich sei, sondern dass es genügt, wenn es nicht schädlich ist (ich will hier gar nicht einmal in Betracht ziehen, dass sogar ein direkt schädliches, bezw. unter Umständen schädlich werdendes Organ vererbt werden kann) und dass vielleicht die Ahnenform rindenfarbig war (bei den Rindenbewohnern kommen vielleicht die besten — weil am meisten spezialisierten — aller Farbenanpassungen vor) wie so viele andere Phasmiden und erst bei völliger Blattförmigkeit Lebensweise und Nahrung, mit letzterer auch die Farbe wechselte; geradeso wie

Blattnachahmer (Formmimikry) unter den Mantiden: *Gongylus*, *Empusa*, *Phyllocrania* anscheinend durchwegs braun aus dem Ei kommen und dann grün werden oder braun bleiben.

Es ist in diesen Fällen nur die Frage: ist die Mimikry der Form (fast ausnahmslos Pflanzennachahmung) wirklich in erster Linie eine Schutzeinrichtung und wird sie von dem Tier in dieser Weise auch wirklich gebraucht oder ist sie nur wieder ein willkommenes Nebenprodukt bei irgendeinem Ausscheidungsvorgang, wie Entz die Farbenanpassung zu erklären versucht. Wir können darauf nur teilweise Antwort geben. Es sieht nicht aus, wie wenn bei der Formmimikry ein anderes, wichtigeres Moment als die Anpassung selbst in Frage käme, wenigstens können wir uns keines vorstellen; man könnte höchtens im Falle des wandelnden Blattes auf eine Hypertrophie der Körperanhänge unter besonders günstigen Lebensbedingungen denken, die an den Elytren im Zusammenhang mit dem natürlichen Geäder zu einer Blattform führte, an den Beinen annähernd blattartige Erweiterungen hervorrief, wie sie auch bei Mantiden so überaus häufig sind (Harpagiden, Vatiden, Empusiden), während die blattartige Erweiterung des Körpers eine Folge der Lebensweise auf Blättern (vgl. auch die den stabförmigen Phasmiden entsprechende Mantodeengattung *Empusa*, bezw. *Hypsicorypha* und *Idolomorpha* mit den blattförmigen *Gongylus*, *Blepharis*, *Blepharodes* und *Idolum*) sein konnte. Es ist hierbei nicht außer acht zu lassen, dass ein an Grashalmen oder Zweigen lebendes Tier von einer gewissen Größe am besten mit einer langestreckten, zylindrischen Gestalt auf einer solchen Unterlage ruhen kann, dass ein auf Blättern oder auf dem flachen Boden sich aufhaltendes Tier (auch wieder von einer gewissen Größe aufwärts) mit einem dorsoventral abgeplatteten Körper sein Auskommen findet und dass hier vielleicht die ersten Anfänge der Anpassungsgestalt liegen können.

Jedenfalls werden wir für jeden Fall eine besondere Erklärung suchen müssen und es kann wohl möglich sein, dass wir in jedem Falle eine solche auch mit der Zeit finden. Dass bei diesen Tieren anscheinend ein Handeln in Übereinstimmung mit der Körperform zu bemerken ist, so dass astförmige Phasmiden und Geometridenraupen unbeweglich stundenlang in einer ganz entsprechenden Stellung verharren, blütenförmige (*Empusa*, *Hymenopus*) bei Herannahen eines Feindes die Flügel ausbreiten und die Form einer vierblätterigen Blumenkrone annehmen, ist mehrfach durch Beobachtungen bestätigt. Es wäre dies die höchste Ausbildung der Mimikry, aber auch gleichzeitig die letzte und äußerste Verschanzung der Mimikrylehre. Noch etwas bleibt übrig: der Mimikrytypus der Ameisen- und Termitengäste, jene wunderbaren, von Wasmann so ausführlich beschriebenen Anpassungserscheinungen verschiedener myrmekophilen und termitophilen Koleopteren (Staphylinen etc.), welche

durch vollständig übereinstimmende Körpergestalt den Tastsinn ihrer Wirte täuschen und ihnen dadurch Aufenthalt und Verpflegung im Bau ermöglichen. Eine solche morphologische Ähnlichkeit zwischen Tieren ist schon lange bekannt (*Condylodera* — *Tricondyla*), doch ist mir nicht recht klar, worin in diesem oft zitierten Fall die Mimikry stecken soll, da das Orthopteron über kaum viel geringere Verteidigungsmittel verfügen dürfte, als die nachgeahmte Zizindelide. Aus diesem Grunde ist auch die frappante Ähnlichkeit von *Dipsadomorphus irregularis* mit *Python amethystinus*, zwei Nachtbaumschlangen der Neuguinea-Subregion keine mimetische.

Auch diese Fälle müssten besonders untersucht werden, bevor man endgültig mit der Mimikrylehre aufräumt; denn es ist ja bekanntlich immer leichter, zu zerstören als aufzubauen und es könnte sehr leicht sein, dass neuere Beobachtungen ein Material zutage fördern, welches reich genug ist, um der Mimikry auch noch nach Abstoßung ihrer Auswüchse nicht nur ihren früheren Rang, sondern ihr auch eben wegen dieser Reinigung des Begriffes eine bessere Fundamentierung zu verschaffen.

Eine gute Seite würde der Fall der Mimikrylehre jedenfalls haben. Mit ihr würden natürlich alle ihre extremen und von ihren Verfechtern und deren Nachbetern selbst nicht verstandenen, weil überhaupt unsinnigen Theorien fallen, die sich mit der Anpassung gewisser großer, gezeichneter Tiere befassen (Streifenzeichnung des Tigers und Zebras, Fleckenzeichnung des Leoparden und der Giraffe), und sogar in die Lehrbücher übergegangen sind. Heutzutage sind manche Mittelschullehrbücher im Drange der Anpassungs- und Mimikrylehre zum Platzen mit der tollsten Teleologie gefüllt, wovon die Zeichnungsanpassungen wohl den Gipfelpunkt vorstellen. Ich habe bisher noch niemand gefunden, der mir eine klare Vorstellung zu haben schien, wie es sich z. B. die Anpassung des Tigers vorstellt; die einzige vernünftige Erklärung, die durch die Zeichnung hervorgerufene Auflösung des Körpers (nur die Flecken oder Streifen bleiben als solche sichtbar, während die Grundfärbung mit derjenigen der Umgebung verschwimmt) hört man fast niemals; aber sie ist durchaus nicht unanfechtbar, denn sie hat wieder die Schwachsichtigkeit der natürlichen Feinde, bezw. der Beutetiere, und die Außerachtlassung des Geruchsines zur Voraussetzung. Ich glaube, man kann nur eben sagen, dass diesee Zeichnungen ihren Trägern in ihrer natürlichen Umgebung nicht schaden; schon aber die ungeheure Verbreitung der Rückbildung der phylogenetisch so wichtigen Zeichnung im Alter (sekundäre Einfarbigkeit) beweist, dass diese ohne Schaden allmählich ausgemerzt werden kann (Equiden, Löwe und Puma, Hirsche, Suiden u. s. w.) Siehe darüber nochmals meine Bemerkungen zur Zeichnungsfrage (Biol. Zentralbl. XI 1891, p. 362ff.).

Bemerkungen zur Morphologie und zur Genese des Amphioxus-Rückenmarkes.

Von Dr. Max Wolff.
(Kaiser-Wilhelm-Institut für Landwirtschaft, Bromberg.)

Inhalt.

Vor kurzem hat Edinger im Anat. Anz. Bd. XXVIII, Nr. 17 u. 18 eine Mitteilung über das Gehirn von *Amphioxus* veröffentlicht. Die ihr zugrundeliegenden Präparate sind nach Bielschowski silberimprägnierte Schnittserien, die im wesentlichen den vorderen Abschnitt des Medullarrohres von *Amphioxus lanceolatus* umfassen, also das sogenannte Gehirn.

Da ich vor etwas mehr als Jahresfrist im Neurobiol. Laboratorium des physiol. Instituts der Berliner Universität mich gleichfalls mit demselben Objekte und an der Hand derselben Methodik längere Zeit eingehend beschäftigt habe, und augenblicklich wegen Materialmangel und wegen Inanspruchnahme mit anderen Arbeiten nicht in der Lage bin, die damals abgebrochenen Untersuchungen fortzusetzen, nehme ich im Anschluss an die interessanten Mitteilungen Edinger's die Gelegenheit wahr, meine eigenen Befunde und die damals angefertigten Zeichnungen zu veröffentlichen. Besonders da von ihnen bis auf eine kurze Notiz am Schlusse meiner Arbeit über die Held'schen Endfüße bisher nichts veröffentlicht worden ist und ich in der Lage bin, die Angaben Edinger's, die sich im wesentlichen auf den Faserverlauf beschränken, in einigen Punkten zu ergänzen. In bezug auf die Technik verweise ich auf meine „Beiträge zur Kenntnis des Neurons" und erinnere hier nur nochmals daran, dass meine im Besitz des Neurobiol. Laboratoriums befindlichen Serien z. T. von altem, mit Boraxkarmin vorbehandelten Formolmaterial stammen, das ich der Liebenswürdigkeit meines hochverehrten Lehrers, Professor Ernst Haeckel verdanke. Wie in der zitierten Arbeit von mir hervorgehoben wurde, bietet die Bielschowski-Methode eben den sehr schätzenswerten Vorteil gegenüber anderen empfindlichen Methoden der Nervenhistologie, dass auch älteres, beliebig vorbehandeltes, selbstverständlich gut fixiertes Material, noch völlig brauchbare Resultate gibt. Gleichwohl habe ich zur Kontrolle noch über ein halbes Dutzend Serien von frisch konserviertem Material zur Verfügung gehabt, das mir vom Autor der Methode, meinem verehrten Kollegen Bielschowski, der es in Neapel gesammelt und fixiert hatte, in dankenswerter Weise überlassen worden war.

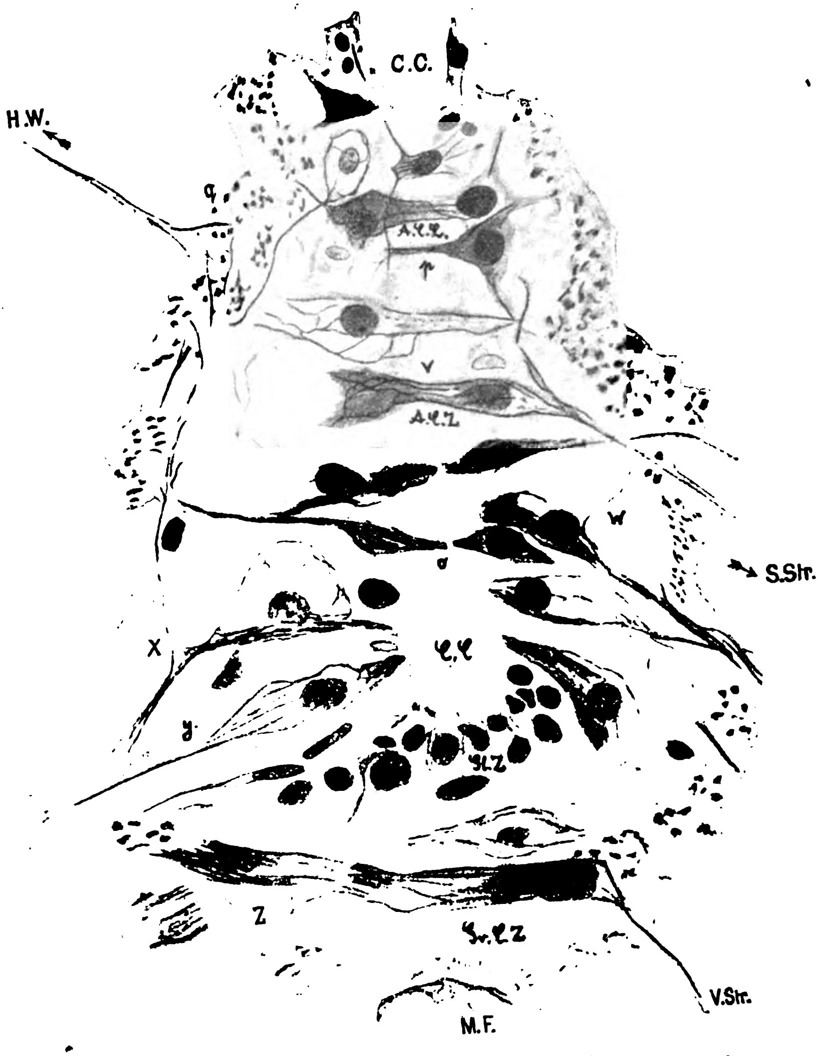
Im Gegensatz zu den Präparaten von Edinger war bei der Mehrzahl meiner Serien eine sehr vollständige und somit sich nahezu gleichmäßig auf die Fibrillen der Fortsätze wie des Zellkörpers erstreckende Imprägnation eingetreten. Bevor ich darauf eingehe, meine Befunde in nähere Verbindung mit den Mitteilungen Edinger's zu setzen und einige allgemeinere Betrachtungen des im Titel angedeuteten Inhaltes anzuschließen, wende ich mich direkt zur Beschreibung meiner Präparate an der Hand der hiermit zur Veröffentlichung gelangenden Zeichnungen.

I. Die graue Substanz des Amphioxus-Rückenmarkes.

Fig. 1 stellt ein Stück aus dem Querschnitte des Rückenmarkes von einem nahezu erwachsenen *Amphioxus* dar. Die gesamte Glia ist im Präparat schwach rosa gefärbt. Die Gliafibrillen sind fast ungefärbt und die Kerne der Gliazellen sind durch ihre Größe leicht von den mächtigen Kernen der Nervenzellen zu unterscheiden. Die Neurofibrillen in der weißen Substanz sind scharf imprägniert, ebenso wie die der großen und zum Teil frei durch den Zentralkanal hindurchziehenden Nervenzellen. Der Schnitt geht etwa durch den mittleren Teil des Rückenmarkes, ziemlich auf der Höhe des Kiemendarmendes, und der Zentralkanal stellt dementsprechend einen ziemlich schmalen und hohen Spalt dar. Links oben in der Zeichnung sieht man aus den quergetroffenen Fibrillenbündeln der Hinterseitenstränge bei *q* klar hervortretende Fibrillenzüge zur hinteren Wurzel ziehen. Ebenso ziehen mehr links unten die Fortsätze mehrerer Nervenzellen zur weißen Substanz. Während die eben erwähnten Fibrillenzüge links oben im Präparate sich bis in die hinteren Wurzeln klar verfolgen ließen, biegen die Fortsätze der erwähnten mehr ventral gelegenen Nervenzellen nach längerem oder kürzerem Verlauf um und verschwinden in dem quer getroffenen Faserwerk der betreffenden Marksäulen. Zu bemerken ist hierbei, dass sich häufig ein Fortsatz durch besondere Feinheit auszeichnet und auch, was den Befund an seiner Ursprungsstelle betrifft, sehr an die bekannten Ursprungshügel der Achsenzylinder an den Nervenzellen höherer Vertebraten erinnert. Die Entscheidung, ob es sich in den in meiner Figur wiedergegebenen achsenzylinderähnlichen Fortsätzen der Zellen *u v w x y z* um echte Achsenzylinder handelt, ist ja natürlich nur mit sehr großer Vorsicht zu treffen, besonders, da ja, wie bekannt, die Frage nach einer Markumscheidung irgendwelcher Art bei *Amphioxus* noch immer nicht gelöst, und somit das eigentlich entscheidende Kriterium für die Neuritennatur eines Nervenzellfortsatzes dort vorläufig nicht gegeben ist. Dabei mag daran erinnert sein, wie schwer auch bei höheren Wirbeltieren im Fibrillenpräparat die Diagnose Achsenzylinder zu stellen ist. Denn in der Tat zeigen gerade die Biel-

schowski-Präparate, z. B. in Querschnitten durch das Rückenmark der Katze, wie außerordentlich neuritenähnlich die Mehrzahl der Fortsätze einer Vorderhornzelle ist. Jedenfalls ist wohl anzunehmen, dass der in das Mark umbiegende Fortsatz der Nervenzelle bei *x* mit großer Wahrscheinlichkeit ein Achsenzylinder ist,

Fig. 1.



der von einem Dendriten dieser Zelle seinen Ursprung nimmt und kurz darauf sowie bei seinem Eintritt in das Mark Kollateralen abgibt. Ich kann nämlich versichern, dass auf den Schnitten, die vor und hinter dem abgebildeten liegen und dieselbe Ganglienzelle getroffen haben, kein zweiter Fortsatz von ähnlicher Feinheit und

Verlaufsrichtung zu sehen war. Dasselbe gilt auch von dem Fortsatze der Nervenzelle bei *y u v* und *w* — nur bei einer Nervenzelle (*Gr.C.Z.*), die auch durch die für *Amphioxus* sehr charakteristische außerordentlich langgestreckte und eine förmliche graue Kommissur für sich bildende Form des Zellkörpers auffällt, fand ich zwei Fortsätze, die nach Verlauf und Struktur wohl beide als Achsenzylinder angesprochen werden konnten. Der eine, bei *V.Str.*, war weit bis in die ventralsten Partien der Vorderstränge verfolgbar, wo er oralwärts umbog. Der Fortsatz bei *z* dagegen bog aboralwärts in die der grauen Substanz ventral dicht anliegenden lateral von der Müller'schen Kolossalfaser hinziehenden Markmassen ein.

Aus den schon oben angedeuteten Gründen lässt sich ja nun leider wenig oder nichts an sicheren histologischen Kriterien für die Achsenzylindernatur dieser beiden oder eines der beiden erwähnten Fortsätze beibringen. Wir werden später noch einmal auf diese Zelle zurückkommen. Hier sei nur die Tatsache konstatiert, dass sie zwei sicherlich sehr lange Bahnen von jedenfalls morphologisch entgegengesetzter Richtung entsendet. Zellen, die wie die eben besprochene geradezu einen Hauptbestandteil der ventralen grauen Kommissur ausmachen, finden sich, wie meines Wissens bekannt ist, auch anderswo in der Wirbeltierreihe. Besonders schön habe ich solche z. B. auf einigen, von mir versilberten Präparaten gesehen, die aus einer Querschnittserie des Rückenmarkes der Katze stammten. Anders liegt die Sache dagegen bei den „Kommissurzellen", die der abgebildete Schnitt in besonders großer Zahl getroffen hat. Es sind die merkwürdigen, mitten durch das Lumen des Zentralkanals ziehenden, von Joseph neuerdings (meines Wissens nur in den Verhandlungen der Anat. Gesellschaft 1904) hinsichtlich ihrer Lage beschriebenen und auch von Edinger abgebildeten Nervenzellen.

Bevor ich die Struktur dieser Zellen, über die bis jetzt von anderer Seite nichts Eingehenderes mitgeteilt zu sein scheint, bespreche, sei eines merkwürdigen morphologischen Verhaltens gedacht, über das sich die beiden genannten Autoren nicht geäußert haben. Es handelt sich um Zellen, die ich als anastomosierende Kommissurzellen bezeichnen möchte. Die Figur bildet zwei solcher Zellpaare ab, oben über *A.C.L.*, mehr in der Mitte ein zweites Paar unter den Buchstaben *A.C.Z.*. Das Eigentümliche ist hier, dass zwei jederseits dicht am Lumen des Zentralkanals liegende Nervenzellen durch eine mächtige, an Stärke fast dem perinukleären Teil des Zellkörpers gleichkommende, frei durch das Lumen des Zentralkanals hindurchziehende Plasmabrücke miteinander in Verbindung stehen. Man erhält geradezu den Eindruck einer langgestreckten zweikernigen und an den beiden kernhaltigen Enden keulen- oder

birnenförmig angeschwollenen Kommissurzelle. Die obere zeigt die Plasmabrücke völlig intakt, mitsamt dem sie durchziehenden Fibrillenwerke. Bei der unteren haben sich die Fibrillen, die im Bogen um den Kern beiderseits herumziehen in der Brücke zu einem schmalen wellig verlaufenden Bündel zusammengelegt, und der Schnitt hat eine Welle derartig getroffen, dass die Fibrillenleitung gerade an der kritischen Stelle eine Unterbrechung erleidet. Gleichwohl ließ der Schnitt auch hier die plasmatische Brückenverbindung deutlich und völlig intakt erkennen und der nächstfolgende Schnitt gab über die Lücke in der Fibrillenleitung befriedigende Auskunft im eben ausgeführten Sinne. Während es sich hier um eine den Zentralkanal durchziehende breite Anastomose zweier, im übrigen mit dem größten Teile ihrer Masse im peri- resp. intra-ependymären Grau gelegenen Zellen handelt, liegen etwas einfachere Verhältnisse bei den übrigen in Fig. 1 abgebildeten den Zentralkanal durchziehenden Nervenzellen vor. Die meisten von ihnen, rechts wie links, liegen mit ihrem kernhaltigen Teil mehr oder weniger intraependymär und senden nur einen breiten Fortsatz zur entgegengesetzten Seite der grauen Substanz. Ich beobachtete aber auch zahlreiche Fälle, zu denen die ganz oben in der Figur abgebildete Zelle gehört, wo gerade der kernhaltige Teil des Plasmas der Ganglienzelle frei im Zentralkanal liegt und meist auf der einen Seite wie an zarten Fäden an seinen Fortsätzen aufgehängt zu sein scheint. Bei der abgebildeten Zelle zog der ventrale Fortsatz über die Anastomosenzelle und die dicht bei ihr liegende einfache Kommissurzelle hinweg und verlor sich im peri-ependymären Grau. Der dorsale Fortsatz dagegen war bis in die hinteren Stränge verfolgbar. Bei den anderen einfachen Kommissurzellen, deren Kern nicht in der Ebene des Zentralkanals sich befindet, fällt es sehr häufig auf. dass das intra-ependymäre und nicht kernhaltige Stück, ganz ähnlich wie das kernhaltige selbst, spindelförmig angeschwollen ist – ein Verhalten, das die am meisten ventral gelegene Zelle besonders deutlich zeigt.

Es erübrigt einiges über die Neurofibrillen der in Fig. 1 abgebildeten Nervenzellen zu sagen. An ihnen tritt besonders schön das Wesentliche des für *Amphioxus* meiner Meinung nach charakteristischen Fibrillenbefundes hervor. Zwei typische Fibrillengruppierungen treten uns in den Nervenzellen von *Amphioxus* entgegen, die so konstant in ihren Unterschieden sind, dass sie unmöglich auf eine ungleiche Einwirkung des Fixations- oder Imprägnationsmittels zurückzuführen sind, und also nicht als Kunstprodukte bezeichnet werden können. Der Leser sieht auf Fig. 1 besonders drei Nervenzellen, die er gegebenenfalls wahrscheinlich ohne weiteres als nervöse Elemente irgend eines Wirbellosen ansprechen würde, wenn nicht ihre Umgebung das typische Bild eines

Rückenmarkquerschnittes darböte. Es sind die durch auffallende Klarheit und Zartheit der Plasmafärbung und ebenso durch auffallende „Weitmaschigkeit" des Fibrillengeflechtes sich markierenden Zellen ganz oben und in der Mitte. Eine scheinbare, durch die Schnittrichtung erzeugte „Mittelform" liegt unten links und rechts vom Zentralkanal. Das an die Evertebraten gemahnende jener Zellen liegt in der merkwürdigen Konfiguration ihrer Neurofibrillen. Meine schon früher (in meiner Endfußarbeit) dargelegte Auffassung der sogen. „Netze" brauche ich an dieser Stelle wohl nicht zu rekapitulieren. Hier sei also nur an die unleugbare Tatsache erinnert, dass die Nervenzellen der Wirbeltiere im allgemeinen stets ein aus sehr feinen und sehr eng durchflochtenen Fasern bestehendes Fibrillenwerk einschließen, während, wie wir seit den klassischen Untersuchungen Apáthy's wissen, die Nervenzellen der Wirbellosen durch meist relativ dicke, in ein weitmaschiges „Netz" feinster Elementarfibrillen auseinanderweichende Fasern charakterisiert sind. Dies tritt am eklatantesten in der noch dazu unipolaren Zelle links oben hervor. Der einzige in die Hinterseitenstränge umbiegende Fortsatz dieser Zelle enthält nur eine einzige dicke „Primitiv-Fibrille". Diese weicht beim Eintritt in die Zelle in 3—4 feinste Fäserchen, „Elementarfibrillen", auseinander, die in einem sehr weitmaschigen Netz, das dicht unter der Zelloberfläche liegt, den Kern umspinnen. Der Kern selber scheint in meiner Zeichnung wie in einer großen Vakuole zu schweben, und der Leser möchte wohl den Verdacht aussprechen, dass hier eine starke Zellschrumpfung mit im Spiele sein könnte. Eine solche liegt jedoch nicht vor, und es war mir nur nicht möglich, bei der angewandten Vergrößerung und dem Zeichenmaterial das außerordentlich feine und in schönster Klarheit vom Goldchlorid rosa imprägnierte Wabenwerk zur Darstellung zu bringen, das von der durchaus intakten Beschaffenheit des Zellkörpers und der sicheren Lagerung des Kernes Zeugnis ablegte. Gleichfalls aus zeichnerischen Gründen musste ich die Fibrillen, die dicht unter der im Profil gesehenen Zelloberfläche liegen, dunkler zeichnen und stärker als sie es in Wirklichkeit waren, denn hier lagen ja eben wegen der Profilansicht mehrere, verschiedenen Teilen des Maschenwerkes zugehörige Fibrillen perspektivisch über- oder nebeneinander. In Wirklichkeit war leicht festzustellen, indem man sich mit der Mikrometerschraube an den einzelnen Fäden des Netzes entlang tastete, dass sämtliche den Kern umspinnende Fibrillen von fast gleichem Kaliber untereinander und durchgängig wesentlich feiner als die mächtige Primitiv-Fibrille des Zellfortsatzes waren, zu der sie sich, allem Anschein nach, vereinigten. Ähnlich wie in dem eben geschilderten Falle liegen die Verhältnisse bezüglich der Fibrillen in der schon oben erwähnten, dicht daneben liegenden Kommissurzelle. Nur, dass in dieser das

Plasma jene auffallend dunkle Färbung erkennen lässt, die mich vorläufig veranlasst, zwei extreme Typen von Nervenzellen bei *Amphioxus* zu unterscheiden: einen ausgesprochen hyalin-plasmatischen (nicht zu verwechseln mit Hyaloplasma) und einen chromoplasmatischen. Zwischen beiden finden sich Übergänge. Ausgesprochen hyalinplasmatisch ist die eben geschilderte intra-ependymäre Zelle, sowie die etwas tiefer am Ende der Sichtbarkeit des Fortsatzes der ersten im Schnitt getroffene große Anastomosenzelle. Dem chromo-plasmatischen Typus gehört die mächtige, ventral vom Zentralkanal in der grauen Kommissur liegende langgestreckte Zelle an. Dass diese beiden Extreme sich durch den Verlauf der Fibrillen unterscheiden, lässt meine Zeichnung deutlich erkennen. Als dritten Typus unterscheide ich eine ausgesprochene Mittelform zwischen den beiden eben charakterisierten Extremen. Ich möchte diese Mittelform als heteroplasmatische bezeichnen[1]). Sie hat nicht nur das eigentümliche der Plasmabeschaffenheit der hyalin- und chromoplasmatischen Zellen, sondern vereinigt auch deren Besonderheiten in sich, was den charakteristischen Verlauf der Fibrillen anlangt. Dies fällt besonders ins Auge bei der großen Zelle unten links. deren Fortsatz mit x bezeichnet ist. Durch den ventralwärts gelegenen Teil der Zelle zieht ein starkes Bündel ziemlich dicht gelagerter Fibrillen, die in ein dunkles, dem der chromoplasmatischen Zellen völlig gleichendes Plasma eingebettet sind. In einer follikelartigen Vorwölbung der chromoplasmatischen Substanz liegt der Kern mit dem ziemlich kleinen, dunkel imprägnierten Nukleolus. Von den dorsalen Grenzfibrillen dieses Bündels zweigen sich beiderseits in einiger Entfernung vom Kerne feinste Fäserchen ab, um ein die äußeren Schichten des hyaloplastischen dorsalen Teiles der Zelle in weiten Maschen durchziehendes Netzwerk zu bilden. Dieser hyaloplastische Teil der Zelle gleicht in seinem Bau dem oben geschilderten Typus der hyaloplastischen Nervenzellen aufs vollkommenste. Zwei andere, im Schnitt wenig günstig getroffene Zellen dieses selben heteroplastischen Typus liegen der eben beschriebenen Zelle gegenüber auf der anderen Seite der grauen Substanz. Eine genauere Schilderung des chromoplastischen Zellteils erübrigt sich. da wir die völlig gleiche Struktur der Nervenzellen vom chromoplastischen Typus sogleich besprechen wollen. (Fortsetzung folgt.)

---

1) Schnitte, die auf der Grenze der beiden Plasmaarten die Zelle getroffen haben, ergeben die oben erwähnte Schein-Mittelform: weite Fibrillenmaschen und dunkles Plasma. Vergl. die Zellen über *C.C.* und *A.C.L.* und bei *y* und rechts dieser gegenüber.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der kgl. bayer. Hof- u. Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

// Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

XXVII. Bd. 15. März 1907. № 7.

Hugo de Vries. Species and Varieties.

Their Origin by Mutation. Lectures Delivered at the University of California. Edited by Daniel Trembly Mac Dougal. 2. Edition. Corrected and Revised. Chicago, London 1906. XVIII und 847 S.

In diesem Buche erfolgt die Veröffentlichung von 28 Vorlesungen, welche der Autor im Sommer des Jahres 1904 in Berkeley (California) gehalten hat, und schon nach Verlauf eines Jahres hat sich eine zweite Auflage als nötig erwiesen. Es beweist dieses, dass die für die systematische Botanik so bedeutende Lehre, welche der Verfasser vor etwa 5 Jahren in seinem grundlegenden Werke „Die Mutationstheorie" auseinandersetzte, auch in weiteren Kreisen Interesse erregt und Anerkennung gefunden hat. Denn in dem englischen Buche werden die Hauptlehren der Mutationstheorie in mehr gemeinverständlicher Weise auseinandergesetzt. Seinerzeit wurde über den Inhalt des Hauptwerkes in dieser Zeitschrift sehr ausführlich berichtet[1]), so dass es überflüssig sein dürfte, eine vollständige Darstellung des Inhaltes des jetzt vorliegenden Werkes zu geben, welche in allen Hauptpunkten mit derjenigen des ganzen Werkes übereinstimmen würde.

Es mag also genügen, in aller Kürze einige Hauptmomente hervorzuheben, durch welche das Werk „Species and Varieties" sich von der „Mutationstheorie" unterscheidet. Der Umfang des

1) Bd. XXI, 1901, S. 257 u. 289; Bd. XXII, 1902, S. 505, 537 u. 577; Bd. XXIV, 1904, S. 145, 193 u. 211.

Buches beträgt nur etwa ein Drittel von dem der „Mutationstheorie“ und zudem findet man in dem kleineren Werke noch verschiedene Einzelheiten behandelt, welche in der „Mutationstheorie“ fehlen, und auch einige Gegenstände viel ausführlicher besprochen. Es hat denn auch eine Auswahl des Stoffes stattfinden müssen, und es ist nur natürlich, dass dabei die Bastardlehre größtenteils ausgefallen ist. Diese Lehre, welcher ein großer Teil des zweiten Bandes der „Mutationstheorie“ gewidmet ist, wird hier nur in einer einzigen Vorlesung besprochen und nur dasjenige wird behandelt, welches für das Verständnis der Mutationstheorie und zumal für das Verständnis des Unterschiedes zwischen Varietäten und Arten im Sinne des Verfassers unumgänglich notwendig ist. Bei den großen Schwierigkeiten, welche die Bastardlehre bietet, kann man dieses nur als einen Gewinn für den allgemeinen Leser betrachten.

Ferner ist die Darstellung eine mehr gedrängte, wie ich meine aber auch eine mehr einheitliche, oft sehr anziehende, und so wird es manchem Leser jetzt leichter sein, die Bekanntschaft mit der neuen Lehre zu machen.

Zugleich aber wird es aus dem mitgeteilten erhellen, dass für Botaniker oder diejenigen, welche es werden wollen, das Studium des größeren Werkes unerlässlich notwendig bleibt, auch schon deshalb, weil man nur hier die Literaturzitate findet, welche zu einem eingehenden Studium notwendig sind.

Dennoch möchte ich auch Botanikern das Lesen dieses neuen Werkes aufs angelegentlichste empfehlen, nicht nur auf Grund des oben mitgeteilten, sondern auch weil sie an manchen Stellen Anregungen zur Ausführung neuer Untersuchungen finden werden.

Viele könnten sich, wie der Verfasser hervorhebt, mit sehr einfachen Mitteln, ohne Laboratorien oder kostspieligen Instrumenten, an solchen Untersuchungen beteiligen, wenn er auch meines Erachtens nicht genügend betont, dass ein eigentümlicher Scharfblick dazu unerlässlich ist, den wahrlich nicht alle besitzen, welche im Laboratorium dennoch fruchtbare Arbeit liefern können.

Oben wurde schon gesagt, dass die Darstellung des ganzen Werkes vielleicht eine mehr einheitliche ist als diejenige der „Mutationstheorie“. Es geht dieses aus der nun folgenden Aufzählung der Hauptabschnitte zur Genüge hervor. Nach einer allgemeinen Einleitung wird zuerst das Wesen der elementaren Arten und deren Selektion ausführlich beschrieben. Dann folgen die retrogressiven Varietäten, unter welchem Namen der Verfasser alle konstante Formen zusammenfasst, welche durch das Latentwerden von Merkmalen aus anderen entstanden sind. In diese Abteilung wird auch einiges aus der Bastardlehre eingefügt. In einem dritten Abschnitte folgt die Besprechung der Mittelrassen, welche hier als Eversporting Varieties bezeichnet werden, während auf die Analogie der bei Alpenpflanzen und in dergleichen Fällen beobachteten Erscheinungen mit demjenigen, was die Mittelrassen zeigen, hingewiesen wird.

Nachdem so der Boden genügend vorbereitet ist, werden die Mutationen in dem vierten Abschnitte ausführlich behandelt: die pelorischen Linarien, gefüllte Blüten und andere; natürlich auch die neuen Arten, von *Oenothera Lamarckiana* abstammend. Hier sei auf die Vorlesungen über systematische Atavismen und taxinome Anomalien besonders hingewiesen.

Der letzte Abschnitt handelt über die fluktuierende Variabilität und deren geringe Bedeutung für den Prozess der Artbildung. Die letzte Vorlesung dieses Abschnittes enthält eine vergleichende Betrachtung der künstlichen und natürlichen Selektion und es sei erlaubt, hier zum Schlusse etwas über die Benützung des Wortes Selektion zu sagen. Bekanntlich ist das vierte Kapitel von Darwin's „Origin of Species" tituliert: Natural Selection; or the Survival of the Fittest. Gewissermaßen kann man dieses Kapitel als den Kern des ganzen Buches betrachten. Es kann also nicht wundernehmen, dass man seitdem oft genug die darwinistische Theorie als die „Selektionstheorie" bezeichnet hat. Den Lesern der „Mutationstheorie" wird es nun bekannt sein, dass de Vries in diesem Buche das Wort Selektion oft in einer eingeschränkten Bedeutung benützt hat, Selektion und Mutation einander gegenüberstellend und unter Selektion an manchen Stellen nur die Auswahl fluktuierend variierender Merkmale verstehend. Er beweist dann bekanntlich, dass Selektion in diesem Sinne nicht zur Artbildung führen kann.

Es kann nicht wundern, dass diese Sachlage zu Missverständnissen geführt hat. Diejenigen, welche de Vries nicht gut verstanden hatten, konnten folgern, dass die Darwin'sche Theorie, welche ja die Selektionstheorie ist, nun vollständig widerlegt war. Und weil sich gerade unter denen, welche solche Sachen nur schwierig recht verstehen, viele vorfinden, welche dieser Theorie kein gutes Herz entgegenbringen, so ist es vorgekommen, dass man gemeint hat, in der Mutationstheorie eine Widerlegung der Darwin'schen Ansichten sehen zu können, während diese Theorie sich im Gegenteil, wie de Vries selbst ausdrücklichst, auch in dem jetzt referierten Werke betont hat, ganz an die Darwin'sche Theorie anschließt und in dieselbe eingefügt werden kann.

Es ist also sehr im Interesse der Mutationstheorie, dass der Verf. sich in dem letzten Kapitel des hier referierten Buches unumwunden darüber ausspricht, dass es besser sei, das Wort Selektion nicht mehr in dem beschränkten Sinne von Selektion innerhalb der Art oder Varietät, d. h. Selektion auf dem Gebiete der fluktuierenden Variabilität zu verwenden. Er schlägt jetzt vor das Wort Selektion nur für die Auswahl von durch Mutation entstandenen Merkmalen zu benützen. Wenn es auch, wie mir scheint, besser wäre, das Wort künftig wieder in seinem altherkömmlichen allgemeinen Sinne zu benützen, so muss man zugeben, dass die jetzt vorgeschlagene Einschränkung nie zu großen Missverständnissen Anlass geben kann.

Ermelo, am 7. Sept. 1906. J. W. Moll.

Bemerkungen zur Morphologie und zur Genese des Amphioxus-Rückenmarkes.

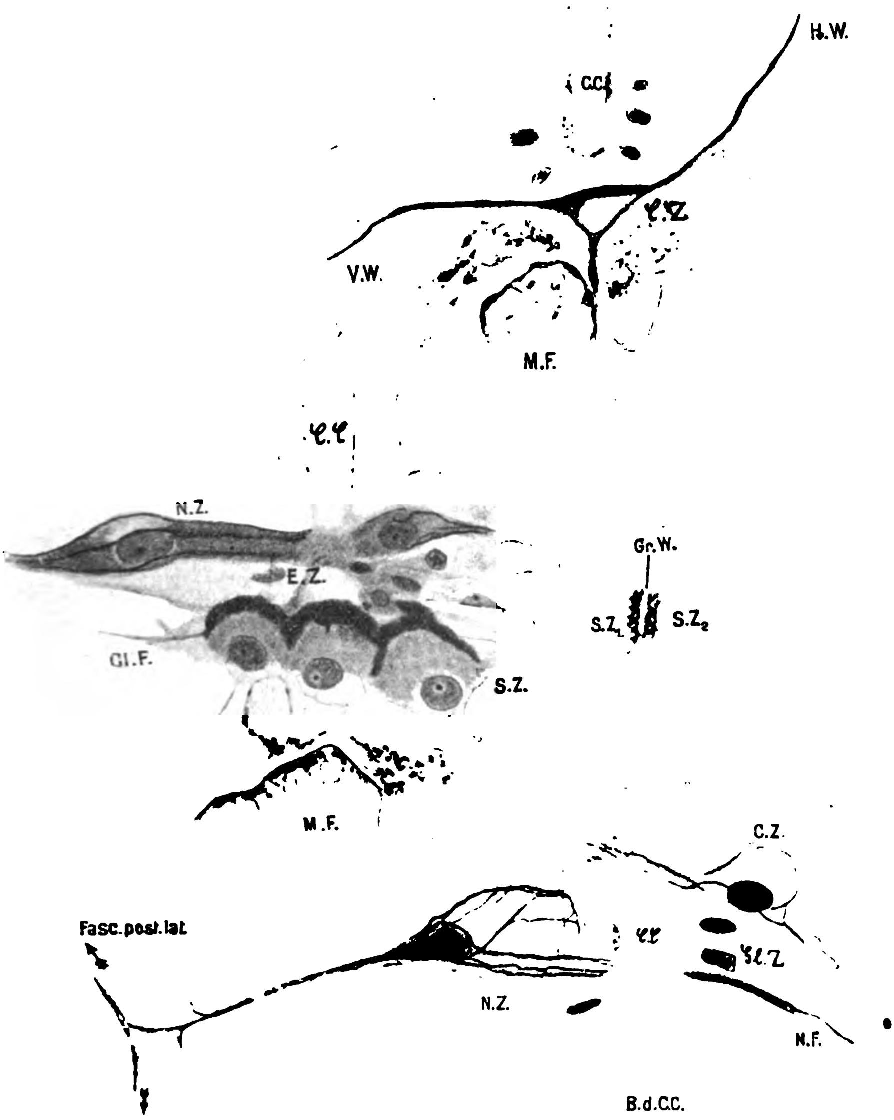
Von Dr. Max Wolff.
(Kaiser-Wilhelm-Institut für Landwirtschaft, Bromberg.)

(Fortsetzung.)

Chromoplastische Nervenzellen habe ich in Fig. 1 sowohl wie in Fig. 3 wiedergegeben. In Fig. 1 gehören hierher die Kommissurzellen, sowohl die den Zentralkanal durchziehenden bei *o* und *p* als auch die große innerhalb der vorderen grauen Kommissur (*Gr.C.Z.*). Besonders schön wird der chromoplastische Typus illustriert durch die von Rohde und Anderen beschriebenen Riesenzellen (Fig. 3). Die von mir abgebildete zeigt deutlich den außerordentlich gedrängten Verlauf der Neurofibrillen, die in ein dunkel gefärbtes Plasma eingebettet sind. Hierbei mag sogleich erwähnt werden, dass die Dunkelfärbung des Plasmas bei genauerer optischer Analyse in ähnlicher Weise und aus ähnlichen Gründen von der Substanz der hyaloplastischen Zellen unterschieden zu sein scheint, wie ich dies bei den Zellgrenzen an anderen Objekten und, was uns hier allein interessiert, im Bereiche des Zentralnervensystems von *Amphioxus* sehr ausgeprägt an den Sehzellen des Rückenmarks wahrgenommen habe. Ich habe solche Zellen auf Fig. 2 und 4 abgebildet und werde sie noch weiter unten genauer besprechen. Die Tatsache, dass auch sie echte Anastomosen bilden, ist meines Erachtens bisher von allen Autoren übersehen worden. Der eben erwähnte Befund im Bereiche der „Grenze“ zweier solcher Sehzellen ist durch die Detailzeichnung auf Fig. 2 rechts neben der Abbildung der drei Sehzellen wiedergegeben. Das charakteristische der Grenzwaben, wie ich in meiner Endfußarbeit die Elemente der eigentümlich differenzierten Wabenzone genannt habe, die sich an der Übergangsstelle zweier Neuroplasmen ausgebildet findet, besteht darin, dass ihr spongioplasmatischer Anteil, sei es infolge eines besonderen färberischen Verhaltens, wie etwa einer leichteren Differenzierbarkeit, sei es infolge wirklicher körperlicher Differenzen beträchtlich dünner erscheint, als die homologen Wände der benachbarten Waben der anastomosierenden Neuroplasmen. Dieser Eindruck wird gewiss auch noch dadurch verstärkt, dass, wie ich mit völliger Sicherheit aussagen kann, der Inhalt der Waben, das Hyaloplasma im Bereiche der Grenzzone bei einem gegebenen Differenzierungsgrade fast keine Farbenaffinität zu erkennen gibt, während sich das Hyaloplasma der übrigen Waben deutlich gefärbt zeigt. Ich will sogar nicht in Abrede stellen, dass vielleicht allein hierdurch die Grenzwaben als solche sich von ihrer Nachbarschaft abheben, und die chromoplastischen von den hyaloplastischen Zellen unterscheidbar werden. Was ich hier beschreibe, liegt freilich an der Grenze der optischen Leistungsfähigkeit unserer Instrumente.

Wie ich nun schon oben sagte, unterscheiden sich die chromoplastischen und hyaloplastischen Teile der Mittelform durch die eben charakterisierten färberischen, resp. strukturellen Eigentüm-

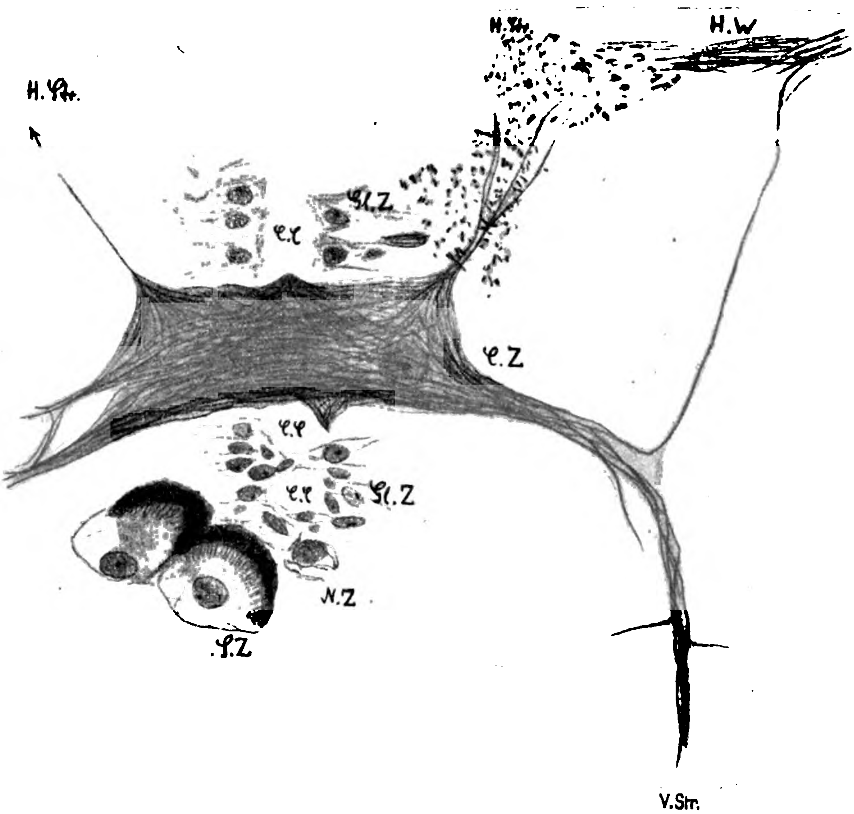
Fig. 2.



lichkeiten ihrer Plasmawaben. Rein chromoplastisch sind übrigens die Zellen des einen Typus ebensowenig. wie die des andern rein hyaloplastisch, ohne dass damit eigentliche feinere Übergänge zur Mittelform gegeben wären. Vielmehr beschränken sich die hetero-

plastischen Partien durchgängig auch auf sonst morphologisch in bemerkenswerter Weise differenzierte Teile der Zelle. Ich verweise auf den Dendriten der Riesenkommissurzelle, in Fig. 3, rechts unten, der eine Eigentümlichkeit an der Abgangsstelle eines zur hinteren Wurzel ziehenden Plasmaastes zeigt, deren Bielschowski und ich schon gelegentlich früher gedacht haben. Da nämlich, wo eine starke Fibrille (oder ein Fibrillenbündel) von dem im Hauptdendriten weiterziehenden Fibrillenwerk sich abzweigt, befindet sich

Fig. 3.



eine rein hyaloplastische Partie. In unserer Kleinhirnarbeit haben Bielschowski und ich auf Taf. 1 Fig. 5 ähnliche Stellen abgebildet und den färberischen Charakter dieser Stellen besonders hervorgehoben. Endlich gibt es hyaloplastische Zellen, die an gewissen Stellen, z. B. in der Nähe des Ursprungshügels des Achsenzylinders (vgl. die hyaloplastische Zelle bei *u* Fig. 1) oder in einem Dendriten (vgl. den Dendriten der hyaloplastischen Zelle bei *r* Fig. 1, der den Zentralkanal frei durchquert) chromoplastisches Wabenmaterial besitzen. Über die Bedeutung dieses Befundes ein Urteil abzu-

geben, dürfte zurzeit unmöglich sein. Funktionelle Ursachen sind vielleicht nicht ganz auszuschließen. Der Nachweis eines Zusammenhanges zwischen solchen und dem färberischen Verhalten von quasi eingesprengten heteroplastischen Partien könnte immerhin einiges Licht auf eine physiologische Differenzierung der drei Haupttypen werfen. Diese sind jedenfalls konstant vorhanden.

Es erübrigt noch einiges über den Faserverlauf der Rückenmarksschnitte auf Fig. 2, 3, 4 u. 5 zu sagen. Eine höchst merkwürdige Kommissurzelle aus der vorderen Kommissur ist in Fig. 2 oben abgebildet. Der Fortsatz rechts war direkt bis in die zugehörige Wurzel verfolgbar, links erschien dies sehr wahrscheinlich. Wir hätten es also hier mit der Vermittelung einer Bahn zu tun, die in der

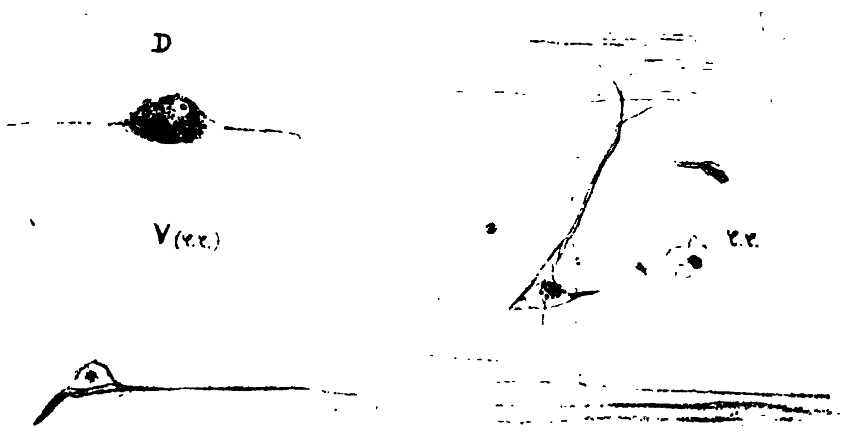
Fig. 4.



hinteren Wurzel in das Rückenmark eintritt und durch die gekreuzte vordere Wurzel es wieder verlässt. Möglicherweise also ein Reflexbogen einfachster Art. Ein ventral gerichteter Fortsatz dieser Zelle legte sich dicht an die Müller'sche Faser, ohne dass ein Eintreten in sie hätte festgestellt werden können. Merkwürdig ist auch die heteroplastische Zelle auf dem unten rechts abgebildeten Rückenmarksschnitte derselben Figur. Der nach links abgehende Fortsatz dieser Zelle gibt nach beiden Seiten feine Ästchen ab, von denen die beiden hinteren in entgegengesetzter Richtung der vorderen Wurzel und den Hinterseitensträngen zustreben. Jedes Plasmaästchen ist mit einer stützenden Neurofibrille versorgt, die, wie die Figur außerordentlich klar erkennen lässt, die direkte Fortsetzung einer aus dem Hauptbündel abbiegenden Fibrille ist. Schließlich biegt eine einzige Fibrille in den zu den Hinterseitensträngen

ziehenden Fortsatz ab. Der Plasmaast der entgegengesetzten Seite erhält eine Fibrille, die den Zellkörper nicht durchzogen hat — ihm vielmehr fremd bleibt. Während es sich hier[1]) um eine auf derselben Seite bleibende Bahn, die von der vorderen Wurzel zum hinteren Seitenbündel zieht, handelt, kommt durch die den Zentralkanal durchziehende kolossale Kommissurzelle (Fig. 3) eine gekreuzte direkte Leitung von der hinteren Wurzel zu den Hintersträngen zustande. Eine Verbindung zwischen den Hintersträngen beider Seiten kommt hier durch Dendriten und Axon (?) und ebenso durch Zellen zustande, die besonders auf Längsschnitten häufig wahrzunehmen sind, wie sie Fig. 5 rechts zeigt. Eine Verbindung zwischen Hinterstrang und vorderer Wurzel beobachtete ich, außer durch Kolossalzellen vermittelt (Fig. 3) und ungekreuzt, mehrfach

Fig. 5.



— immer wurde sie durch Kommissurzellen bewirkt, die den Zentralkanal durchzogen. In Fig. 4 ist eine solche gekreuzte Leitung abgebildet. Die sie vermittelnde Zelle fällt ähnlich, wie die Zellen auf Fig. 5, durch eine gewisse Armut an Fibrillen auf. Im übrigen ging hier aus den nächsten Schnitten hervor, dass es sich um eine echte Zelle des heteroplastischen Typus handelte. Zu demselben Typus gehören die beiden Zellen rechts und links — unten auf Fig. 5, während die höchst merkwürdige sehr fibrillenarme (im ganzen übrigens wohl etwas schlecht imprägnierte) bipolare Zelle auf derselben Figur links oben chromoplastisch ist.

Bevor ich zur Besprechung der seinerzeit von mir genau ge-

---

1) D. h., indem ich an meiner in früheren Arbeiten näher begründeten Anschauung festhalte, dass die Neurofibrillen nicht selbst reizleitend sind, aber höchstwahrscheinlich die Bahnung im reizleitenden Hyaloplasma uns erkennen lassen, dem sie als stützende Achsen eingebaut sind.

zeichneten Hesse'schen Sinneszellen übergehe, möchte ich der Vollständigkeit halber einiges an der Hand von damals flüchtig hingeworfenen Bleistiftskizzen veröffentlichen, das mir immerhin wichtig genug zu sein scheint, da es mich in die Lage versetzt, Angaben älterer Autoren zu bestätigen oder zu erweitern. Einige meiner Skizzen betreffen den vielumstrittenen unpaaren Pigmentfleck am Vorderende des Medullarrohres (des sogen. Gehirns). Auf

Fig. 6 (A—F).

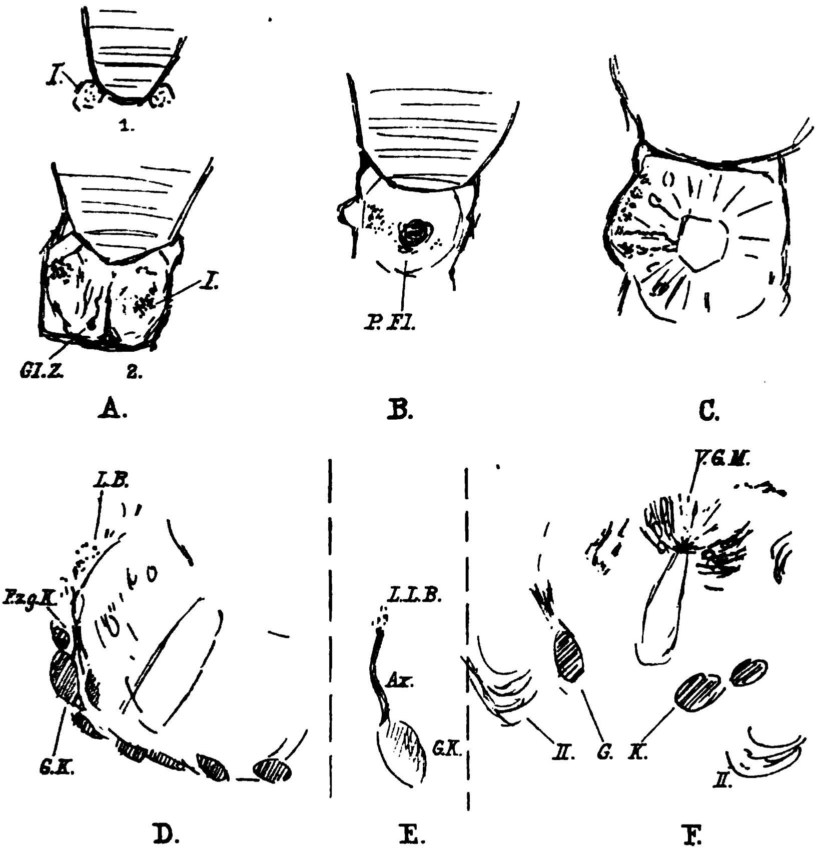


Fig. B wird die Lage dieses Pigmentfleckes ersichtlich. Lateral von ihm sind zahlreiche, gut imprägnierte Fibrillenzüge sichtbar, die wohl teilweise zum Innervationsgebiet des Pigmentfleckes gehören, über dessen feineren histologischen Bau selbst ich leider keine Aufschlüsse aus meinen Präparaten erhalten konnte. Auf dem in Fig. A_1 und $_2$ abgebildeten Querschnitten sind Faserzüge getroffen, auf deren Bedeutung ich im zweiten Teil meiner Arbeit zurückkommen werde. Man sieht, dass sie hier (der Schnitt hat das äußerste Gehirnende, vor dem Pigmentfleck noch, getroffen)

einen beträchtlichen Teil der lateral und medial liegenden Fasermassen ausmachen. Auf dem hinter dem Pigmentflecke liegenden Schnitte (Fig. C) ist ihre Verbreitung schon völlig auf die dorsolateralen Grenzstränge beschränkt. Besonders aufmerksam möchte ich hier schon auf merkwürdige Fasern machen, die in diese dorsolateralen Bündel einbiegen und ihre weiter kaudalwärts bemerkbare Verstärkung bewirken.

Fig. D zeigt die interessanten, neuerdings von Joseph in ihrem histologischen Detail genauer bekannt gemachten, im Bielschowski-Präparat als blassgelbe Körper imponierende Gebilde, die ich ihrem berühmten Entdecker zu Ehren als Kupffer'sche Zellen bezeichnen will. Auch ich vermag ebensowenig wie frühere Autoren Bestimmteres über die Bedeutung dieser Gebilde auszusagen und muss mich darauf beschränken, meinem Zweifel an der einfachen Nervenzellen- wie einfachen Sehzellennatur dieser Elemente Ausdruck zu geben. Sie stellen entschieden einen Befund dar, für den uns vorläufig alle Vergleichspunkte fehlen, die uns einigen Anhalt geben könnten, um irgendwelche Homologien oder auch nur Analogien bei verwandten niederen oder höheren Tierformen zu finden. Dagegen kann ich wohl als neu die Angabe machen, dass diese Kupffer'schen Zellen Plasmafortsätze besitzen. Meist habe ich nur einen wahrgenommen, sehr selten zwei. Ich konnte feststellen, besonders bei den lateral gelegenen Kupffer'schen Zellen, dass ihr Fortsatz gleichfalls in die lateralen Längsbündel einbiegt. Alles was wir in dieser Region von sonstigen Komponenten dieser Fasermassen mit Sicherheit kennen, ist sensibel, und hierin kann immerhin ein gewisser Hinweis liegen, dass die Kupffer'schen Zellen als sensible Elemente aufzufassen sein möchten. Ich werde meine Vermutungen hierüber noch weiter unten genauer äußern. Die Art des Abganges des erwähnten einen, in allen Fällen von mir konstatierten Fortsatzes und sein fibrilläres stützendes Innengerüst ist aus der Skizze E ersichtlich. Endlich muss ich noch eines eigentümlichen, auch von Edinger studierten Organes, der ventralen Flimmergrube gedenken. Meine Skizze F gibt eine Eigentümlichkeit wieder, die die Imprägnation meiner Präparate an dieser Stelle zeigte. Es hatten sich nämlich besonders intensiv die peripheren Enden der langgestreckten und einen feinen Nervenfortsatz zentralwärts abgebenden nervösen Elemente der Flimmergrube imprägniert. Dies kann unter Umständen auf eine besondere strukturelle Differenzierung, etwa nach Art einer Stäbchenzelle, bezogen werden. Doch bin ich nicht imstande, hierüber etwas Bestimmtes auszusagen. Die grauen Partien unterhalb dieses Stäbchensaumes — mehr lateral- und dorsalwärts waren übrigens die langen Zellen in ihrem ganzen Umfange imprägniert —, machte in frappantester Weise den Eindruck einer gelatinösen

Masse. Diese Ähnlichkeit mit der Rolando'schen Substanz mag immerhin nicht rein zufällig, sondern darin begründet sein, dass ja auch hier eine graue Masse vorliegt, die sehr reich an außerordentlich kleinen nervösen Elementen ist. Beides sind, wie Rosenzweig in seiner vortrefflichen Arbeit gezeigt hat, die charakteristischen Merkmale gelatinöser Massen, der Rolando'schen, wie der perikanalikulären, so dass man hier wohl von einer ventralen gelatinösen Substanz reden könnte.

Endlich habe ich noch die in Fig. 2, 3 und 4 abgebildeten Hesse'schen Sehzellen zu beschreiben. Diese liegen stets dicht über der ventral von der vorderen grauen Kommissur gelegenen Müller'schen Kolossalfaser, ohne jedoch jemals irgendwie an deren Aufbau beteiligt zu sein. Ihre Fortsätze sind meistens, wie auch schon frühere Autoren zu ihrem Leidwesen haben hervorheben müssen, nicht, oder nur auf kurze Strecken verfolgbar. Nur sehr selten konnte ich sie auf ein Mehrfaches des Sehzellendurchmessers verfolgen. Nur ein einzigesmal bis dicht in die Nähe der vorderen Wurzeln (vgl. Fig. 4 auf dem links abgebildeten Schnitte). Meist sind sie so orientiert, dass der kernhaltige Teil ventralwärts, der an die Pigmentzelle angrenzende Stäbchensaum dorsalwärts gerichtet ist. Dass auch Ausnahmen hiervon vorkommen, zeigt der Schnitt rechts auf derselben Figur. Gelegentlich können derartige Zellen miteinander anastomosieren, wie Fig. 2 und besonders schön Fig. 3 zeigt. Auffallend ist übrigens auch und m. W. bisher noch nicht beschrieben, dass das dichte Nebeneinanderliegen dreier Sehzellen einen keineswegs sehr seltenen Befund darstellt. Weiter muss betont werden, dass die Sehzellen, resp. die sie bedeckenden Pigmentkörper, immer sehr dicht am unteren Ende des Zentralkanals liegen, meistens nur durch eine ganz dünne gliöse Wand von dessen Lumen getrennt werden, bisweilen, wie in Fig. 2, sogar direkt an der Bodenbildung des Zentralkanals beteiligt sind. Die dort abgebildete Sehzelle zeigt übrigens eine Eigentümlichkeit, die mir mehrfach auffiel. Die Pigmentzellen sind nämlich befähigt, kleine Fortsätze in die Zone des Stäbchensaumes hineinzuschicken. Die Entscheidung, ob es sich hierbei um präformierte Lücken oder um vorübergehende Vorbuchtung und Einstülpung des Plasmas der Stäbchenzone handelt, muss weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben. Eine Fibrillenfärbung im Bereiche des Zellkörpers ist mir leider, wie übrigens auch bei den Kupffer'schen Zellen, hier — bis auf schwache Andeutungen (vgl. Fig. 3) nicht geglückt. Die Sehzellen gehören aber zum heteroplasmatischen Typus. Bemerkenswert ist noch die gliöse Hülle, die bisweilen den Pigmentkörper kappenartig überdeckt. Ich konnte in ihr weder Fibrillen noch Zellgrenzen nachweisen, so dass sie mir den Eindruck einer gliösen syncytialen Masse machte (vgl. Fig. 4 auf dem Schnitte links).

Ich wende mich nunmehr den weiteren Aufgaben dieser Mitteilung zu, meine Befunde in Zusammenhang mit den Edinger'schen zu setzen und mit seinen und einiger anderer Autoren Angaben zu diskutieren, sowie sie in bezug auf einige histologische und phylogenetische Probleme theoretisch zu beleuchten und zu bewerten.

II. Der Edinger'sche N. I.

Ich muss hier zuerst auf den wichtigsten Punkt von Edinger's Arbeit eingehen, seine Entdeckung eines neuen vor dem bisherigen ersten gelegenen Hirnnerven. Es bereitet mir eine besondere Freude, eine so wichtige Entdeckung, wie sie der Edinger'sche Nerv darstellt, noch jetzt aus meinen Zeichnungen vollkommen bestätigen zu können. Die Prioritätsrechte Edinger's werden natürlich, wie hier sogleich bemerkt sein mag, in keiner Weise berührt. Ich hatte, als ich nach meinen Präparaten die in Betracht kommenden Skizzen entwarf, keine Ahnung davon, dass ich einen neuen Gehirnnerven vor mir hatte, und bin jetzt erst durch Edinger's Zeichnungen zur Erkenntnis der wahren Natur der damals gesehenen Strukturen geführt worden. Dass ich damals die auf Skizze A_1 u. $_2$. B und C wiedergegebenen Strukturen mit dem bisherigen ersten Gehirnnerven verwechseln konnte, lag daran, dass mir die Spezialwerke zurzeit nicht zur Verfügung standen. Meine Zeichnungen B und C zeigen eine frappante Übereinstimmung mit Edinger's Fig. 3b und c. Dass in Fig. 3b Edinger's die Fasermassen seines neuen ersten Gehirnnerven etwas mehr ventrolateral gelagert erscheinen als auf meiner Fig. B kann entweder daran liegen, dass ich eine weniger vollständige Imprägnation in meinem Präparat erzielt hatte, oder dass sich hier jene merkwürdigen und wie Edinger mit Recht betont, bei *Myxine* und *Amphioxus* ziemlich tief greifenden individuellen Differenzen in der Ausbildung des Zentralorganes bemerkbar machen, die vielleicht so manche Differenzen in den Angaben der Autoren, wie wir noch sehen werden, erklären mögen, immerhin im vorliegenden Falle nicht beträchtlich genug sind, um der Identifizierung nennenswerte Hindernisse in den Weg zu legen.

Das zarte Gewebe, das dem distalen Endteil des Gehirns schützend umschließt, ist leider technisch ein ziemlich diffiziles Objekt. Enblock-Versilberungen nach der Bielschowski-Methode (übrigens auch nach anderen verwandten Methoden) beeinflussen es zum mindesten nicht sehr günstig. Dies und das Abschwimmen und nicht genügende Strecken einiger weniger Schnitte meiner in Betracht kommenden 2 μ-Serie erklären es, dass mir z. B. die von Edinger so schön beobachtete und abgebildete Decussatio völlig entgangen ist.

Eigentümlich und auffallend ist die Lage des nunmehrigen

ersten Gehirnnerven nach dem Verlassen des Zentralorgans und zwar jenseits, — distal von der Decussatio. Mir will es scheinen, als ob nach Edinger's Zeichnungen der Nerv in seinen Serien weniger dicht sich der Chorda ventral angeschmiegt hätte. Und es kann dort auf keinen Fall ein anderes nervöses Gebilde als der Edinger'sche Nervus primus liegen. Auch liegt die Fasermasse, mit der er sich im Zentralorgan entwickelt — vorausgesetzt, dass die Imprägnation bei Edinger und mir gleich vollständig ist, dass also nicht etwa der eine von uns mehr die dorsalwärts gelagerten (ich), der andere mehr die ventralwärts gelagerten Elemente (Edinger) eines in Wirklichkeit viel umfangreicheren Bündels imprägniert und so zu Gesicht bekommen hat —, in meinen Skizzen mehr lateral, fast genau auf der Höhe des Pigmentfleckes, und nicht ventral von diesem. Immerhin würde es wohl für die Identifizierung des von Edinger und mir gesehenen Gebildes nicht von sehr wesentlicher Bedeutung sein, in Anbetracht der starken individuellen Variationen — ob die von den Autoren beschriebenen nicht mit der Technik, wenigstens teilweise, in Zusammenhang stehen könnten, mag auch zu bedenken gegeben werden —, der Nervus primus auf meinen Skizzen nicht ganz so ventral eingetragen ist, wie ihn Edinger gefunden hat. In diesem Sinne kann es wohl als entscheidend angesehen werden, dass ich ihn jedenfalls nicht im dorsalen Teile des Markrohres gesehen habe. Mit demselben Umstande hängt es meiner Überzeugung nach zusammen, dass mir das von Edinger entdeckte frontale Organ nicht zu Gesicht gekommen ist. Den, auf meinen Skizzen mit *II* bezeichneten früher ersten, jetzt zweiten Gehirnnerv habe ich nicht näher untersucht. Der Beobachtung Edinger's, dass der Augenpunkt innerviert wird, widerspricht meine Skizze B nicht. Ebenso kann ich aus meinen Präparaten, zwar nicht mit Sicherheit, aber doch mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit ableiten, dass die auf meinen Skizzen als gelbe Körper bezeichneten Elemente der dorsalen Ganglienplatte mit Fasermassen in Verbindung stehen, indem sie ihre Fortsätze mit deren Zügen sich vermischen lassen, die im nunmehrigen zweiten Gehirnnerven das Zentralorgan verlassen. Eine direkte Verfolgung der Fortsätze der Kupffer'schen Zellen dürfte eben nur an elektiv imprägnierten Totalpräparaten wahrzunehmen sein. Immerhin wird es auch hier seltene Bilder geben, ähnlich den in Fig. 2, 3 u. 4 mitgeteilten, wo in den tieferen, mehr kaudalwärts gelegenen Partien des Rückenmarkes, die eintretenden Wurzelfasern sich ausnahmsweise mehr oder weniger direkt von der Eintrittsstelle ab ihrem zellulären Zentrum zuwenden, so dass nicht zu dünne Schnitte in dieser Beziehung über ihren Verbleib Aufschluss zu geben vermögen.

Ich habe noch einiges über die morphologische Bewertung des von Edinger entdeckten Kopfnerven hinzuzufügen und werde dazu

um so mehr veranlasst, als ich annehmen muss, dass Edinger absichtlich eine gewisse Reserve beachtet und nur von einem neuen Kopfnerven spricht. Es ist nun die Frage, was man hier unter Kopfnerven verstanden wissen will. Auffallend ist jedenfalls, dass Gegenbaur's Auffassung des Archencephalon der Acranier insofern nicht weiter durch die Edinger'sche Entdeckung berührt wird, als auch der neue Nerv ein Sinnesorgan ausschließlich zu innervieren scheint und im übrigen also nichts an der Gegenbaur'schen Angabe ändert, dass jede anderweite periphere Beziehung des Urhirns vermisst wird. Und ich möchte mich nach allem auch heute nicht entschließen, von eigentlichen echten Gehirnnerven bei *Amphioxus* zu sprechen. Der Nervus II liegt in seinem Abgange ziemlich genau auf der Höhe des kaudalen Endes, der, wie angegeben, so außerordentlich variablen und daher nur sehr wenig einen Ventrikel andeutenden Erweiterung des Zentralkanals. Ich rechne also mit Gegenbaur von hier den Anfang des Rückenmarkes. „So wenig das Archencephalon der Acranier dem Gesamthirn der Cranioten homodynam ist, ebensowenig ist jenes Anfangsstück des Rückenmarks der Medulla oblongata der Cranioten homodynam. Es liegt in ihm eben ein indifferenter Zustand vor, der mit seiner Differenzierung zugleich eine folgende bedeutende Strecke in die Medulla der Cranioten übergehen lässt. Da dieser Vorgang bei den Acraniern sich noch nicht vollzog, besteht kein Grund, die von jener Übergangsstrecke abgehenden Nerven anders zu beurteilen als die übrigen. Ich betrachte daher sämtliche hinter dem Archencephalon entspringenden Nerven als Rückenmarks- oder Spinalnerven.“ Da nun Edinger sehr richtig, meiner Meinung nach, die Langerhans'schen Abbildungen einen die Riechgrube versorgenden Nerven recht skeptisch beurteilt, würde der Edinger'sche Nerv der erste sein, der, wenn seine histologische Differenzierung eine solche Sonderstellung berechtigt erscheinen lassen sollte, als vorderster Hirnnerv, wie sich Edinger übrigens an einer Stelle auch ausdrückt, bezeichnet werden könnte. Über die Bedeutung dieser Befunde in vergleichender anatomischer Beziehung hoffe ich mich an dieser Stelle recht bald einmal aussprechen zu können.

III. Die Wachstumserscheinungen im Amphioxus-Rückenmark.

Es ist nicht meine Absicht, auf die bekannten im Laufe der Embryonalentwickelung sich geltend machenden Verlagerungen einzugehen, die vom Rückenmark höherer Vertebraten gut bekannt sind und dort besonders als Verkürzung, resp. als Zurückbleiben des Längenwachstums des Zentralorgans im Verhältnis zu den es umhüllenden Skelettelementen imponieren. Nur andeuten möchte ich, dass dieser Vorgang nur eine gewisse prinzipielle Ähnlichkeit zu haben, oder mindestens ein Symbol dessen zu sein scheint, was

an sekundären Umlagerungsbefunden im Nervensystem ganz allgemein uns aufzufallen pflegt: Umwege, die von Nerven gemacht werden, wie sie speziell bei *Amphioxus* in dem Abbiegen der eintretenden Wurzelfasern, ferner im intra-zentralen Verlaufe des zweiten, dadurch scheinbar ventral austretenden Gehirnnerven, endlich aber — und sehr augenfällig — in der Anordnung von grauen Elementen an Orten gegeben sind, wo eine primäre Entstehung einfach unverständlich sein würde, nämlich im Lumen des Zentralkanals. Die Erklärung, die ich für diesen Befund gebe, ist, wie ich schon früher mehrfach hervorgehoben habe, nichts weniger als neu, wird aber merkwürdigerweise gerade von der neueren Neurologie wenig beachtet, ich meine damit die, in klarer Form und mit eingehender vergleichender anatomischer Begründung wohl zuerst von Gegenbaur formulierte Auffassung, dass der Grundgedanke der bekannten Theorie von Kleinenberg in der Tat allgemein gültig ist und so allenthalben ein primärer plasmatischer Zusammenhang zwischen zentralem und peripherem Element einer, und andererseits, in spezifisch nervös differenzierter Weise wenigstens, zwischen den Elementen des Zentrums untereinander bestehe. Von dessen weiterem Geschick hat besonders Fürbringer angegeben, dass intermediäre Wachstumsvorgänge onto- und phylogenetisch die primäre neuroplasmatische Brücke in mannigfachster Weise zerren und verschieben, dergestalt, dass der Verlauf dieser Verbindung, auch dann, wenn sie gerade auf dem sonderbarsten Umwege zustande kommt, wie bei den N. recurrentes, den Weg der Wanderung angibt, die, infolge jener Wachstumsprozesse, der eine oder beide Pole der neuromuskulären Differenzierung angetreten haben. Gegenbaur selbst hat sich in bezug auf die erwähnten, merkwürdig gelagerten Zellen im Zentralkanal von *Amphioxus* dahin geäußert, dass diese bedeutend umfänglicheren „außer der Reihe der den Zentralkanal begrenzenden Nervenzellen“ sich findenden Elemente „wohl durch Erlangung eines außerordentlichen Umfanges in den Zentralkanal selbst gerückt sind. Dieser Anschauung pflichte ich durchaus bei, und es bliebe, wie gesagt, danach nur zu beantworten, wie diese Zellen primär gelagert und auf welchem Wege sie speziell verlagert sind. Da mir embryologisches Material nicht zur Verfügung steht und voraussichtlich auch nicht zur Verfügung stehen wird, möchte ich doch vorläufig wenigstens meine Meinung äußern, deren Richtigkeit ich zwar nicht direkt, aber, wie ich hoffe, indirekt beweisen kann. Ich glaube übrigens, mich kurz fassen zu können. Gestreift habe ich die Frage zum ersten Male in meiner Mitteilung über die Ehrlich'sche Methylenblaufärbung (Arch. f. Anat. u. Physiologie, Anat. Abt. 1902), später habe ich in meiner Arbeit über das Cnidarier-Neuron (Zeitschr. f. allgem. Physiol. 1903) die prinzipielle Richtigkeit des Kleinenberg'schen Gedankens in

dem allgemeinen Sinne der sehr engen genetischen Beziehungen darzutun versucht, die in der primären Zusammengehörigkeit der einmal nach der perzeptorischen, — das anderemal nach der effektorischen Seite hin differenzierten Elemente gegeben ist. Ich hätte im besonderen nachgewiesen, dass es nur nötig ist, von jener. aus dem damaligen Stande der Entwickelungsgeschichte sich erklärenden, irrigen Annahme Kleinenberg's zu abstrahieren, dass die Pole jener Differenzierung der direkten Umbildung entgegengesetzter Teile ein und derselben Zelle ihre Entstehung verdankten, während in Wirklichkeit die entscheidende Differenzierung mehr oder weniger eng benachbarte Elemente der Keimblätter betrifft. die sämtlich primär, indem bei der Zellteilung Plasmabrücken persistieren, untereinander verbunden sind, — dass wir also, wie auch vor allem aufs glänzendste durch die neuesten Untersuchungen von Braus bestätigt wird, in der Gegenbaur'schen Lehre von den Interzellularstrukturen und ihrer Bedeutung als dem primär gegebenen und nie eine morphologische Kontinuitätsunterbrechung erleidenden Substrat der Reizleitung, den Schlüssel haben, der uns das Verständnis für die gegebenen Befunde erschließt und uns in den Stand setzt, sie als Produkte von Verlagerungen und Verschiebungen, wie sie die differenten Wachstumsprozesse der einzelnen Organe und Gewebe bedingen, auf sehr einfache Zustände zurückzuführen.

Unter diesem Gesichtspunkte, den ich seinerzeit auch in diesem Centralblatt (Bd. 25) entwickelt und mit den Resultaten der neuesten Arbeiten von Bielschowsky, Braus, Held und mir zu rechtfertigen gesucht habe, erscheinen nun die oben geschilderten eigentümlichen Strukturverhältnisse des *Amphioxus*-Rückenmarkes in einem besonderen Lichte.

In erster Linie findet die so außerordentlich merkwürdige Verlagerung von zum Teil riesigen Nervenzellen aus dem Bereiche der grauen und weißen Massen heraus in das Lumen eines durch ihre rinnenförmige Einfaltung geschaffenen Rohres, des Zentralkanales nämlich, eine Erklärung, die wohl Anspruch darauf erheben kann, vorläufig wenigstens am meisten zu befriedigen. Ich meine, dass hier weder die His'sche Neuroblastentheorie noch selbst die Held'sche Lehre von der sekundären Konkreszenz ausreicht, die das Schicksal aller Kompromisse geteilt hat, der zu ihrer Begründung aufgewandten Mühe zum Trotz ihrem Autor wenig Dank einzutragen. Wie will man es wahrscheinlich machen, dass Nervenfortsätze durch Hohlräume, tentakelartig tastend, einen Weg, einen bestimmten noch dazu, der zu einem zugehörigen Innervationsgebiet leitet, einzuschlagen vermögen.

Ich glaube, dass jene Kolossalzellen nicht einmal bloß, wie Gegenbaur meint, durch ihr eigenes Wachstum in das Lumen

des Zentralkanales gedrängt sind, wenigstens nicht nur und direkt durch das positive Dickenwachstum. Einen wesentlich bedeutenderen Anteil an der ganzen Verlagerung müsste meiner Meinung nach dem negativen Faktor zukommen, der allerdings wohl in engem Zusammenhang mit jenem positiven steht — wenn nämlich die enorme Plasmaansammlung im Kernbereiche auf Kosten des Längenwachstums der Plasmafortsätze erfolgt —, der also in einem Zurückbleiben des Wachstums gewisser Teile jener Neurone gegeben ist.

Im allgemeinen — es wird gut sein, sich das noch einmal klar zu machen —, verhalten sich ja die Nervenzellen im Laufe der Ontogenese so, dass der eigentliche Zellkörper relativ an Volumen abnimmt, nämlich im Verhältnis zu den Dendriten, in die er ausgezogen wird. Ich habe in meiner Cnidarierarbeit, an die bekannte Entdeckung Altmann's anknüpfend, „dass sich im Medullarrohr die Mitosen nur in den jüngsten, inneren, dem Lumen des Zentralkanals zunächst liegenden Partien, genetisch betrachtet also nur in den ersten Stadien der Tiefenwanderung der nervösen Elemente, vorfinden", darauf hingewiesen, dass es sich, indem auch das Cnidarierneuron ein gleiches Verhalten zeigt, dabei um ein „hervorstechendes Merkmal der Neurogenese" zu handeln scheint. Der gesicherte Tatbestand ist folgender: „Sehr frühzeitig verlieren die Nervenzellen im Gegensatz zu den anders differenzierten Zellen die Fähigkeit, sich durch Teilung zu vermehren. Sobald sich diese Differenz ausbildet, beginnt die Ausläuferbildung der Nervenzellen." Was mir damals nur sehr wahrscheinlich schien, diesen Tatsachen zufolge, indem ich mir vorstellte, „wenn sich eine Zellart nur in der ersten Zeit der Embryonalentwickelung vermehrt, während die anderen Zellarten diese Fähigkeit noch lange beibehalten, so müssen die interzellularen protoplasmatischen Verbindungsbrücken zwischen der ersten und der zuletzt genannten dabei außerordentlich ausgezogen, in die Länge gezogen werden, der Druck des sich ausgiebiger vermehrenden Gewebes vermag sogar das andere, falls die Zellelemente beider eine hierfür günstige Form besitzen, in die Tiefe herabzudrücken", — diese „einfachste und vorläufig mit nichts in Widerspruch stehende Erklärung" ist bis heute nicht nur nicht widerlegt, sondern durch die ganz ausgezeichneten Arbeiten von Braus sogar auf das Sicherste fundiert worden. Ich fühle mich also um so mehr berechtigt, die Strukturverhältnisse des *Amphioxus*-Rückenmarkes als Produkt besonders zweier, bei ihrer Gestaltung Ausschlag gebender Faktoren zu analysieren: erstens der primären Kontinuität aller (mit alleiniger Ausnahme gewisser mesenchymatischer) Gewebselemente, zweitens gewisser, zum Teil freilich noch nicht genügend bekannter Wachstumsprozesse resp. Wachstumsdifferenzen. Dass dieser zweite Faktor in Wirklichkeit realisiert

ist, kann nicht bezweifelt werden. Seit den klassischen Arbeiten von Hatscheck wissen wir, dass auch bei *Amphioxus* die spezifischen Elemente des Nervengewebes frühzeitig die Fähigkeit der Vermehrung durch Zellteilung verlieren, während das gliöse Gewebe weiter wuchert. Hierzu kommt noch, dass nach Schluss des Zentralkanales die übrigen Organsysteme sich außerordentlich entwickeln und vergrößern. Diese beiden Wachstumsvorgänge haben notwendig vor allem den einen Effekt, dass das physiologische Zentrum des Neurons immer weiter von demselben Zentrum des innervierten Gewebselementes abgedrängt wird, — der eine Prozess betrifft also die Verbindung zwischen Zentrum und Peripherie, der andere den Schaltapparat, der die verschiedenen Stationen im Zentrum selbst miteinander verkettet. Beide haben zunächst eine Beanspruchung der verbindenden Fasern auf Zug zur Folge. Wenn wir uns fragen, was geschehen muss, wenn diese Fasern auf jenem Zug nicht durch entsprechende Dehnung zu reagieren vermögen, so müssen wir antworten, dass eine Streckung stattfinden muss, die den, zwischen je zwei fester fixierten Punkten liegenden Teil der Leitung beeinflusst. Und auf solche Weise wird es dann allerdings möglich, dass Elemente an Orte verlagert werden, an denen wir sie sonst nun und nimmer sehen würden, wie z. B. im Lumen des Zentralkanals.

Ich habe im ersten Teil dieser Arbeit Angaben über den Verlauf der Fortsätze der eben erwähnten Elemente gemacht, aus denen der Leser hoffentlich ein anschauliches Bild von dem auffallenden Verhalten dieser Elemente gewonnen hat, die, wenn wir an die Befunde bei den übrigen Vertebraten denken, durchgehends im Verhältnisse zu dem winzigen Markrohr wahrhaft riesige Dimensionen haben, — was übrigens auch von anderen Bildungen, nicht zuletzt vom Zentralkanal gesagt werden muss. Ich meine, dass sie förmlich in dem vom Markrohr selbst gebildeten Kanale aufgehängt zu sein scheinen, indem sie vielfach auf günstig geführten Schnitten gleichzeitig eine außerordentlich direkte Verbindung mit entfernteren Teilen des Zentralorganes teils direkt erkennen, teils mit großer Sicherheit vermuten lassen. Das Bild der Aufhängung drängte sich beim Studium dieser Verhältnisse besonders angesichts der Tatsache auf, dass ich beobachtete, wie eine einzige Zelle direkte Verbindungen ventral und dorsalwärts, nicht bloß etwa zu den dort verlaufenden Faserzügen, sondern auch zu den Wurzeln selbst entsendet. Ich gehe wohl nicht fehl, wenn ich vermute, dass die Stellen, wo eine solche Faser in die Längsbündel um oder in die Spinalwurzeln einbiegt als fixe Aufhängepunkte oder Lager dienen, wenn, infolge von Wachstumsvorgängen Zerrungen der angedeuteten Art eintreten. Es seien z. B. zwei solche Punkte gegeben für die Fortsätze der auf Fig. 2 oben abgebildeten Zelle.

Wenn wir dieses Neuron als einen, irgendwo mit zwei Punkten der Peripherie fest verknüpften Strang ansehen, der zu diesen Endpunkten durch die vordere Wurzel einer- und die hintere andererseits gelangt, so ist klar, dass, wenn durch Verlagerung jener Endpunkte eine Zerrung ihrer nervösen Verbindung erfolgt, zu allererst der gewundene Verlauf der Verbindungsstrecke zwischen den beiden Auflagerungspunkten, also das in der Zeichnung dargestellte Neuronstück rektifiziert wird. Dann würde, mutatis mutandis, ein Bild zustande kommen, wie es unsere Fig. 4 rechts zeigt, wo eine fast geradlinige Verbindung zwischen Hintersträngen und vorderer Wurzel besteht. Dabei ist aber der Zellkörper in den Zentralkanal hinaufgezogen worden. Ich kann wohl den Vorgang, dem ich die allergrößte Bedeutung bei allen Gestaltungsprozessen im gesamten Nervensystem in der ganzen Tierreihe vindizieren möchte, am besten damit vergleichen, dass eine Bogensehne, die schlaff im Bogen hängt, so lange der Bogen stärker gekrümmt ist, die beiden Befestigungsstellen der Sehne also außergewöhnlich genähert sind, sich strafft und dabei fähig ist, durch ein weiches Medium, in das der ganze Bogen eingeschlossen gedacht werden muss, hindurchzuschneiden, sobald der Bogen sich streckt.

Wären einfachere Wachstumsvorgänge im Spiel —, warum werden dann nie die häufig nur durch ein paar flache Gliazellen vom Lumen des Zentralkanales getrennten Sehzellen in das Kanalinnere gedrängt? Es ist kein Grund abzusehen, warum das dann nicht für sie ebenso leicht eintreten könnte wie für andere, dem Zentralkanal teils näher, teils ferner liegende Zellen, die teils größer, teils kleiner als die Sehzellen sind. Ich denke aber, dass meine Darlegungen dieses abweichende Verhalten der Sehzellen verständlich erscheinen lassen, da sie ebenso, wie alle anderen unipolaren Zellen — vgl. Fig. 1 —, gar nicht durch Vorgänge der geschilderten Art in den Zentralkanal hineingezerrt werden können.

Man wird mir wahrscheinlich sofort zweierlei entgegenhalten: warum nämlich dann nicht auch bei höheren Vertebraten interkanalikuläre nervöse Elemente gefunden werden und ferner, wie es möglich sein soll, dass gerade der massige, doch gewiss beim Durchschneiden des einbettenden Gewebes einen beträchtlichen Widerstand findende Zellkörper so gehorsam in persona dem Zuge folgt, anstatt durch Abgabe von Substanz an seine Fortsätze, also durch deren Verlängerung, sich von der Spannung zu entlasten.

Zu dem ersten Punkte bemerke ich, dass in der ganzen Wirbeltierreihe ein so primitiver „Zentralkanal“, wie wir ihn bei *Amphioxus* haben, nicht wieder auftritt. Ich bin sogar der Ansicht — man braucht nur die Hatscheck'schen Tafeln zum Vergleich heranzuziehen —, dass man besser täte, sehr vorsichtig mit einem Ver-

gleich der hinteren Raphe der Acranier und der Cranioten zu sein. Ich glaube, dass ich Gegenbaur recht verstanden habe, wenn ich ihn für diese Auffassung zitiere. Er sagt vom Rückenmark der Cranioten: „Die bei der ersten Sonderung fast flache Anlage (Medullarplatte) gestaltet sich massiver unter Vermehrung ihrer Formelemente, und lässt so einen an seiner Oberfläche noch mit dem Ektoderm verbundenen soliden Zellstrang entstehen, welcher immer tiefer sich einsenkt. Von der Oberfläche her ist eine ins Innere des Stranges dringende Trennung der Elemente nach beiden Hälften bemerkbar, ohne dass eine deutliche Spalte besteht. Erst später kommt eine kanalartige Bildung zum Vorschein, der Zentralkanal des Rückenmarks, nahe der ventralen Seite des letzteren (*Petromyzon* Calberla). Ähnlich verhalten sich auch die Teleostei. In beiden Abteilungen verhält sich somit die Genese des Rückenmarkes verschieden von jener des Gehirns. Ich halte diesen Zustand, von welchem sich noch Anklänge bei den Amphibien finden, für einen primitiveren jenem gegenüber, welcher in einer größeren Ausbreitung der Medullarplatte und einer allmählich durch Erhebung ihrer Ränder erfolgenden Rinnenbildung sich darstellt, aus welcher mit Zusammenschluss der Ränder der Rinne das Medullarrohr hervorgeht. Schon bei den Selachiern waltet dieser Prozess und besteht ebenso in höheren Abteilungen. (Schluss folgt.)

Die Ameisen und Blattläuse in ihren gegenseitigen Beziehungen und das Zusammenleben von Lebewesen überhaupt.

Eine biologische Skizze[1]).

Von Privatdozent A. Mordwilko.

Es ist allgemein bekannt, dass die Ameisen sich der Blattläuse gewissermaßen in der gleichen Weise bedienen, wie der Mensch des Melkviehs. Von Linné an, welcher die Blattläuse „die Kühe der Ameisen“ [2]) nannte, werden diese Insekten von verschiedenen späteren Autoren (L. Huber, A. Forel, J. Lubbock u. a. m.) als die Kühe, die Ziegen, das Vieh, die Haustiere der Ameisen bezeichnet.

1) Die vorliegende Skizze bildet eine abgekürzte Umarbeitung (mit nur unbedeutenden späteren Abänderungen der entsprechenden Stellen und Zusätzen) der russischen Arbeit des Autors: „Zur Biologie und Morphologie der Aphiden“ (Horae Soc Entom. Rossicae, Bd. 33, 1901 (Separ. pp. 341—398, 438—452). — Im Jahre 1902 erschien ein kleiner Aufsatz von H. Schouteden unter dem Titel: „Les Aphides radicicoles de Belgique et les Fourmis“ (Annal. Soc. entom. Belgique, T. 47, 1902, pp. 136—142), in welchem der Autor ein Verzeichnis derjenigen Ameisen gibt, welche Blattläuse auf den Wurzeln verschiedener Pflanzen besuchen.

2) „Hae (d. h. die Blattläuse) formicarum vaccae“ (Linné, Systema naturae, ed. XII, 1766, I. 1, p. 733).

Diese Anschauung ist zum Teil auch in die Lehrbücher der allgemeinen Zoologie übergegangen, so z. B. in das Lehrbuch der Zoologie von R. Hertwig.

Ein jeder kennt natürlich die Blattläuse, diese kleinen saugenden Insekten, welche bald ungeflügelt, bald geflügelt sind, häufig in dichten ansehnlichen Kolonien auf verschiedenen Teilen verschiedenartiger Pflanzen leben und nicht selten bedeutenden Schaden an diesen letzteren anrichten. So saugt an den Trieben und zum Teil auch unter den Blättern der Rosensträuche zu Gesellschaften vereinigt eine ziemlich große, längliche, grüne Blattlaus, *Siphonophora rosae* L.; an jungen Trieben und unter den Blättern des Apfelbaums, der Quitte und bisweilen auch der Birne und einiger anderer Bäume die kleine, grasgrüne Blattlaus *Aphis mali* Fbr.; auf dem Mohn,

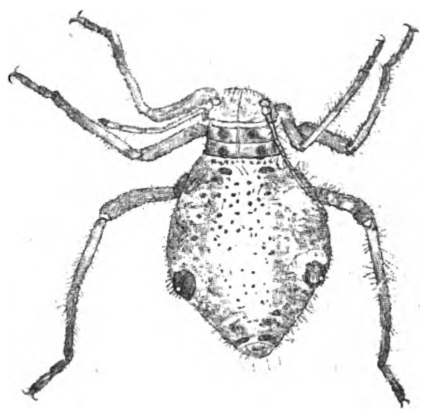


Fig. 1.

Ungeflügeltes parthenogenetisches (vivipares) Weibchen von *Lachnus pineus* Mordw. Diese Art lebt auf den Trieben der Kiefer zwischen den Nadeln. Auf den Seiten des Hinterleibs findet sich in dessen hinterem Abschnitt je ein dunkles Dorsalhöckerchen, welches dem Röhrchen der anderen Blattläuse entspricht (vergl. *Siphonophora pisi*, Fig. 2).

der Melde und dem Gänsefuß, der Runkelrübe, der Bohne (*Vicia faba*), der Saueramphер und vielen anderen krautartigen Pflanzen saugt im Sommer eine braune Blattlaus, *Aphis papaveris* Fbr. (*papaveris* Fbr. und *rumicis* L. sind Synonyme von *A. evonymi* Fbr.); an den Zweigen von Nadelhölzern saugen die großen Blattläuse der Gattung *Lachnus* (Fig. 1) u. s. w. Von unseren baumartigen Pflanzen sind nur wenige von den Angriffen der Blattläuse verschont, so z. B. der Flieder und eine Hartriegelart *Cornus mas.* Dagegen fehlen Blattläuse gänzlich auf Farnen, Schachtelhalmen, wie überhaupt auf den Cryptogamen. Auf baumartigen wie auf verschiedenen krautartigen Gewächsen trifft man Blattläuse nicht allein auf den oberirdischen Teilen der Pflanze an, sondern auch auf den in der Erde befindlichen Teilen — den Wurzeln und unterirdischen Stengeln und Zweigen; so leben z. B. mehrere Arten von Blattläusen an den Wurzeln und unterirdischen Stengeln der Gräser und Getreidearten; an den Wurzeln von *Artemisia campestris*, *Art. vulgaris* und der

Cichorie saugt die große, längliche Blattlaus *Trama radicis* Kalt. (Fig. 4). Viele Blattlausarten rufen durch ihr Saugen an den Blättern, Blattstielen und Trieben die Bildung von Gallen hervor, in welchen sie sich einschließen und mehr oder weniger vollständig von der Umgebung absondern. Einige Blattlausarten haben durch den Schaden, welchen sie den Kulturpflanzen zufügen, eine traurige Berühmtheit erlangt; hierzu gehören namentlich die *Phylloxera* (*Phylloxera vastatrix* Planchon), die weißbestäubte „Blutlaus" (*Schizoneura lanigera* Hausm.), zum Teil auch die grüne Erbsenblattlaus (*Siphonophora pisi* Kalt.) (Fig. 2 u. 2a).

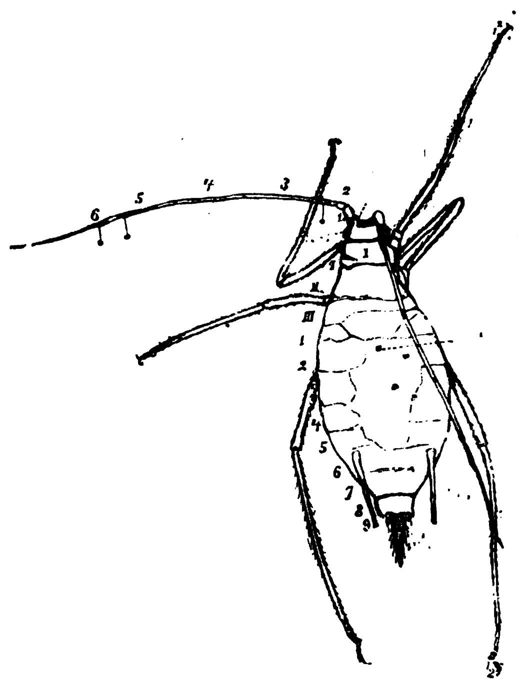


Fig. 2.

Ungeflügeltes parthenogenetisches (vivipares) Weibchen von *Siphonophora pisi* Kalt. (= *ulmariae* Schr). Bei den Vertretern der Gattung *Siphonophora* sitzen die Fühler auf besonderen Stirntuberkeln. Das sechste Fühlerglied ist an seinem apikalen Ende verschmälert und in die Länge gezogen. Die Dorsalröhrchen und das Schwänzchen (ein Vorsprung des letzten Hinterleibssegments) sind wohl entwickelt. Durch das Integument des Hinterleibs hindurch sind die Augen der Embryonen zu sehen.

Nicht alle diese Blattläuse werden von Ameisen besucht und ebenso zeigen nicht alle Arten von Ameisen das gleiche Verhalten den Blattläusen gegenüber. Während gewisse Ameisenarten ausschließlich auf Kosten von Blattläusen leben, utilisieren andere Ameisen dieselben nur in höherem oder geringerem Maße, wiederum andere Ameisen dagegen besuchen überhaupt keine Blattläuse.

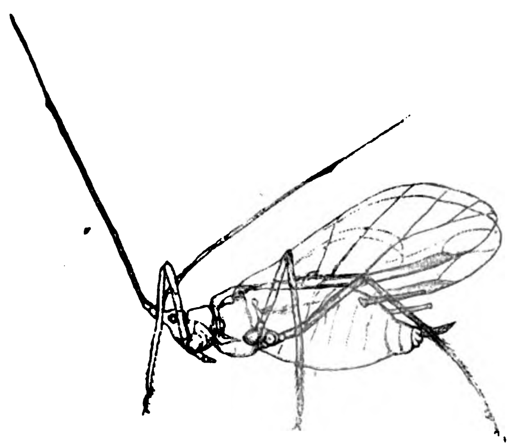
Wir wollen uns zunächst mit der Frage beschäftigen, worin die Beziehungen zwischen den Ameisen und Blattläusen eigentlich bestehen, und sodann erst zu der Beantwortung der Frage übergehen, zu welcher Kategorie von gegenseitigen Beziehungen von

Lebewesen untereinander die Beziehungen zwischen Ameisen und Blattläusen gerechnet werden müssen.

In bezug auf die Frage über die Beziehungen der Ameisen zu den Blattläusen hat schon P. Huber[1]) eine große Anzahl wertvoller Beobachtungen angestellt; die späteren Autoren konnten die Beobachtungen Huber's nur bestätigen oder vervollständigen.

Die Blattläuse locken die Ameisen durch ihre flüssigen, süßschmeckenden Exkremente an, welche durch die Analöffnungen in Gestalt heller kugelförmiger Tröpfchen nach außen treten (Fig. 4). Wenn solche Tröpfchen in großer Anzahl auf die Blätter von Gewächsen herabfallen, so bilden sie beim Austrocknen eine klebrige, glänzende Schicht, in welche in der Nähe oder inmitten von Kolonien auch abgeworfene Häute der Blattläuse geraten; diese Schicht bildet den sogenannten Honigtau. Analysen des Honigtaus[2]) zeigen uns, dass derselbe außer einer geringen Menge von Eiweißstoffen, Schleim u. dgl. m. noch besonders zahlreiche zuckerartige Substanzen enthält. Schon aus der Untersuchung der Zusammensetzung des Honigtaus geht hervor, welch ein wertvolles Produkt die flüssigen Exkremente der Blattläuse für die Ameisen als Nährmaterial darstellen; zieht man dabei die große Menge solcher von den Blattläusen ausgeschiedener Exkremente in Betracht, so kann man sich leicht vorstellen, welch ungeheuer große Rolle die Blattläuse im Leben der Ameisen spielen können. „Il suffit," sagt Forel[3]), „de deux ou trois portions d'excréments de ces insects pour remplir le jabot d'une fourmi qui dégorge ensuite cette liqueur à ses compagnes et à ses larves".

Fig. 2a.



Geflügeltes vivipares Weibchen von *Siphonophora pisi* (von der Seite gesehen) mit dachförmig gefalteten Flügeln.

Nachstehend folgen die Beobachtungen von P. Huber über

1) Huber, P. Recherches sur les moeurs des fourmis indigènes. 2-e édit. Paris 1861, pp. 162ff.

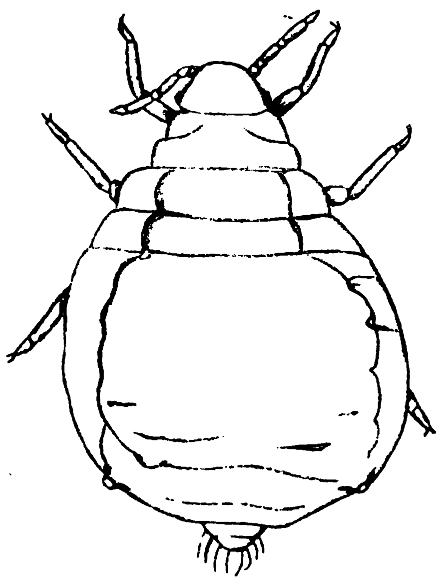
2) Büsgen, M. Der Honigtau. Studien über Pflanzen und Pflanzenläuse. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. 25, 1891.

3) Forel, Aug. Les fourmis de la Suisse. 1874, p. 422.

die Art und Weise, wie die Exkremente der Blattläuse von den Ameisen gewonnen werden:

„Une branche de chardon étoit couverte de fourmis brunes et de pucerons: j'observai quelque temps ces derniers, pour saisir, s'il étoit possible, l'instant ou ils faisoient sortir de leur corps cette sécrétion; mais je remarquai qu'elle ne sortoit que très rarement d'elle méme, et que les pucerons éloignés des fourmis la lançoient au loin au moyen d'un mouvement qui ressemble à une espèce de ruade."

Fig. 3.



Auf Wurzeln lebendes ungeflügeltes Weibchen von *P. caerulescens* Pass. mit sechsgliedrigen Fühlern und reich facettierten Augen. Am Ende des Hinterleibs perianale Härchen, durch welche die Exkrementtröpfchen aufgehalten werden.

„Comment se faisoit-il donc que les fourmis errantes sur les rameaux, eussent presque toutes des ventres remarquables par leur volume et remplis évidement d'une liqueur? C'est ce que j'appris en suivant de près une seule fourmi, dont je vais décrire exactement les procédés. Je la vois d'abord passer sans s'arrêter sur quelques pucerons, que cela ne dérange point; mais elle se fixe bientôt auprès d'un des plus petits: elle semble le flatter avec ses antennes, en touchant l'extrémité de son ventre alternativement de l'une et de l'autre, avec un mouvement très vif; je vois avec surprise la liqueur paroître hors du corps du puceron, et la fourmi saisir aussitôt la gouttelette, qu'elle fait passer dans sa bouche. Ses antennes se portent ensuite sur un autre puceron beaucoup plus gros que le premier; celuici, caressé de la même manière, fait sortir le fluide nourricier en plus grande dose; la fourmi s'avance pour s'en emparer: elle passe à un troisième, qu'elle amadoue comme les précédens, en lui donnant plusieurs petits coups d'antennes auprès de l'extrémité postérieure de son corps; la liqueur sort à l'instant et la fourmi la recueille. Elle va plus loin: un quatrième, probablement déja épuisé, résiste à son action: la fourmi, qui devine peut-être qu'elle n'a rien à en espérer, le

quitte pour un cinquième, dont elle obtient sa nourriture sous mes yeux“[1]).

Der Aufmerksamkeit von Huber ist auch der Umstand nicht entgangen, dass die Blattläuse die Tröpfchen nur bei der Anwesenheit von Ameisen langsam austreten lassen, während sie dieselben mit einer gewissen Gewalt von sich schleudern, wenn keine Ameisen zugegen sind.

„Si elles négligent,“ sagt dieser Autor von den Ameisen, „trop longtems de les visiter, ils rejettent la miellée sur les feuilles, où les fourmis la trouvent à leur retour, et la recueillent avant de s'approcher des insectes qui la fournissent. Mais si les fourmis se présentent souvent aux pucerons, ils paroissent se prêter à leur désir, en avançant l'époque de leur évacuation, ce que l'on peut connoître au diamètre de la gouttelette qu'ils font sortir; et dans ce cas ils ne lancent pas au loin la manne des fourmis; on dirait même qu'ils ont soin de la retenir pour la mettre a leur portée.“

„Il arrive quelque fois que les fourmis, en trop grand nombre sur la même plante, épuisent les pucerons dont elle est couverte: dans cette circonstance elles feroient vainement jouer leurs antennes sur le corps de leurs nourriciers; il faut qu'elles attendent qu'ils aient pompé une nouvelle ration du suc des branches; ils n'ent sont point avares et ne résistent jamais à leurs sollicitations quand ils sont en état d'y satisfaire: j'ai vu souvent le même puceron accorder successivement plusieurs gouttes de ce sirop à différentes fourmis qui en parroissent fort avides[2]).“

Ähnliche Beobachtungen sind späterhin von Forel[3]) und von dem Verfasser des vorliegenden Aufsatzes (von mir an *Lachnus taeniatoïdes mihi*) angestellt worden[4]).

In der Art und Weise der Ausscheidung der Exkremente lassen sich übrigens bei den einzelnen Formen von Blattläusen gewisse Verschiedenheiten nachweisen. Diejenigen Blattlausarten, welche zwar nicht von Ameisen besucht werden, aber doch an offen liegenden Teilen von Pflanzen leben, spritzen die Exkrementtröpfchen von sich; diejenigen Blattläuse dagegen, welche häufig oder sogar beständig von Ameisen besucht werden, — wie z. B. der auf den Zweigen von Kiefern lebende *Lachnus taeniatoïdes*, die weiter oben gelegentlich der Beobachtung von Huber erwähnten Blattläuse auf Distel —, lassen diese Tröpfchen in Gegenwart von Ameisen nur

1) Huber, P. Recherches sur les moeurs fourmis indigènes. Paris 1810, pp. 181–182.

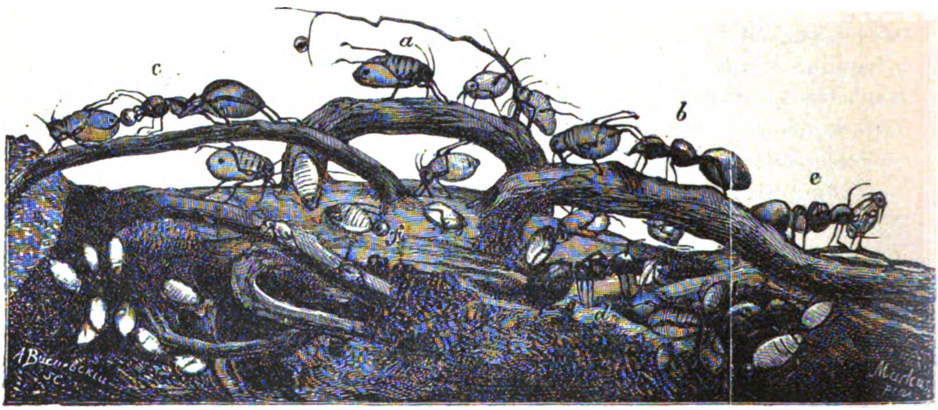
2) Huber, P. l. c., pp. 183—184.

3) Forel, A. l. c., pp. 420—421.

4) Die Beobachtungen des Verfassers über die Lebensweise der Blattläuse wurden größtenteils in Warschau und dessen Umgebung angestellt, zum Teil aber auch im Gouv. Wolhynien, auf dem Stengel'schen Gute „Gorodok“ bei Rovno.

langsam heraustreten, wobei die Tröpfchen durch spezielle perianale Härchen (am äußersten Ende des Abdomens) aufgehalten werden (Fig. 3), während in Abwesenheit von Ameisen auch diese Blattläuse ihre Exkremente von sich spritzen. Einige Blattlausarten endlich, welche beständig in Gesellschaft mit irgendeiner Ameisenart leben (so z. B. *Trama* (Fig. 4), einige große Arten der Gattung *Stomachis*, welche in den Rissen der Rinde und unterhalb der abstehenden Rinde an den Stämmen von Pappeln, Weiden, Eichen,

Fig. 4.



Teil einer Hauptwurzel von *Artemisia vulgaris* mit Seitenästen, in ein horizontal gelegtes Glasröhrchen eingeschlossen. Von unten und von den Seiten ist die Wurzel mit ihren Verzweigungen zum Teil von Erde bedeckt; letztere liegt den Wurzeln aber nicht dicht an, sondern es bleiben zwischen ihnen freie Stellen — die Gänge der Ameisen und die Behausungen für die Blattläuse. Diese Gänge und Behausungen sind von der Ameise *Lasius umbratus* erst in den Reagenzgläschen angefertigt. An den Wurzeln saugen *Trama radicis*, deren ältere Individuen eine dunklere, die jüngeren dagegen — eine hellere Färbung zeigen. Etwa um das doppelte vergrößert. (Nach der Natur gezeichnet von stud. Markus).
a = saugende erwachsene Blattlaus mit über den Hinterleib erhobenen Hinterbeinen; *b* = Ameise, welche eine Blattlaus mit ihren Fühlern berührt; *c* = Ameise, welche ein aus der Analöffnung einer Blattlaus ausgetretenes Exkrementtröpfchen mit ihren Kiefern erfasst; *d* und *e* = Ameisen, welche Blattläuse mit ihren Kiefern davontragen; *f* = Blattlaus mit einem an den perianalen Härchen sitzenden Exkrementtröpfchen.

Birken u. a. Bäumen leben, endlich verschiedene Wurzelläuse, wie z. B. *Pemphigus caerulescens*[1]), *Pentaphis*, *Aphis farfarae* Koch (= *A. piri* Koch)[2]) lassen nach des Verf.'s eigenen Beobachtungen

1) Migriert auf die Wurzeln von Gräsern aus Gallen auf den Blättern der Ulme (*Ulmus campestris*). (A. Mordwilko, Zur Biologie der Blattläuse aus der Unterfamilie der *Aphididae* und *Pemphigidae*. Warschau 1896, pp. 117—126. — Zur Biologie und Morphologie der Pflanzenläuse (Familie *Aphididae* Pass.). — 1. Teil. Horae Societ. Entom. Ross. 31, 1897.

2) Migriert von den mit den beiden Hälften nach unten aufgerollten Blättern

die Exkrementtröpfchen sogar in Abwesenheit der Ameisen nur langsam austreten, woher diese Tröpfchen häufig an den Analhärchen dieser Blattläuse zu beobachten sind (Fig. 4 *f*). Bei den soeben angeführten Blattläusen lässt sich die Ausscheidung von Exkrementtröpfchen auch leicht auf künstliche Weise hervorrufen. Die Arten der Gattung *Trama* sowie *Stomachis bobretzkyi mihi* scheiden ohne Schwierigkeit Tröpfchen ab, und zwar mehrere (2—4) nacheinander, wenn man sie leicht mit irgend einem dünnen Gegenstand, z. B. mit einem Stöckchen, einer Nadel oder dergleichen mehr berührt, während nach den Beobachtungen von Darwin, die auf der Sauerampfer lebenden Blattläuse (wahrscheinlich *Aphis papaveris* oder *Aphis acetosae*) keine Exkremente ausschieden, als dieser Forscher sie mit einem Haar berührte, obgleich Ameisen späterhin bei diesen selben Blattläusen eine gute Ausbeute fanden.

Alle Ameisen bewachen eifersüchtig diejenigen Blattläuse, welche sie besuchen, und leiden es nicht, dass fremde Ameisen ihnen die Nahrung streitig machen, welche von diesen Blattläusen geliefert wird. „Elles les chassent", sagt Huber, „à coups de dents; on les voit s'agiter, s'inquiéter autour d'eux, et parcourir la branche avec colère. Quelque fois elles prennent leurs pucerons à leur bouche pour les soustraire aux attaques des autres fourmis: le plus souvent elles font la garde autour d'eux; mais quand elles le peuvent, elles cherchent à les garantir de leurs rivales, par un moyen plus ingénieux, et dont j'ai vu plusieurs exemples" [1]). Gleich darauf beschreibt Huber die sogen. Pavillons und die röhrenförmigen Gänge, wie sie besonders bei der braunen Ameise *Lasius niger* und den roten Ameisen der Gattung *Myrmica* angetroffen werden.

Lasius niger, *alienus* u. a. bauen mit Erde bedeckte Gänge, welche ihre Nester mit den Gewächsen verbinden, auf denen die von den betreffenden Ameisen kultivierten Blattläuse saugen. Bisweilen werden solche Wege, nachdem sie die Basis eines krautartigen oder anderen kleinen Gewächses erreicht haben, längs dessen Stengel in Erdgallerien weitergeführt, in welchen die Blattläuse eingeschlossen sind; dabei werden die Gallerien häufig zu kleinen Hütten erweitert, welche gleichzeitig sowohl als Wohnort für die Blattläuse, wie auch als ein Raum für das Aufziehen der Ameisenlarven dienen, die von den Ameisen zu gewissen Stunden des Tages hierher getragen werden. Allein diese kleinen Hütten können auch einer Verbindung mit der Erde entbehren. Auch die von den *Myrmica*-Ameisen erbauten Hütten können bald mit dem Erdreich durch längs der Stengel hinabgehende Gallerien verbunden

---

der wilden Birne (*Pirus communis*) auf die Wurzeln von *Tussilago farfara* (A. Mordwilko, ibid.).

1) Huber, P. l. c., p. 198.

sein, bald gänzlich isoliert liegen, und nur mit einer kleinen Öffnung für den Ein- und Ausgang der Ameisen versehen sein.

Die ausschließlich auf Kosten der allergrößten, der Gattung *Stomachis* angehörenden Blattläuse lebende Ameise *Lasius brunneus*, isoliert ihre Blattläuse stets und wie es scheint, auf eine sehr vervollkommnete Weise von der Außenwelt. Aus faulem Holz und Mull baut die *Lasius*-Art über den Blattläusen Gewölbe auf, welche sich, den Rissen der Rinde folgend, bisweilen ziemlich hoch über den Erdboden hinziehen, aber an denjenigen Stellen unterbrochen sind, wo die Blattläuse unter den erhalten gebliebenen Rindenteilen saugen (an den Stämmen von Pappeln, Weiden und einiger anderer Baumarten). Nach den erwähnten Gewölben, welche die Risse in der Rinde von außen bedecken, lassen sich mit Leichtigkeit sowohl die Blattläuse der Gattung *Stomachis*, wie auch die Ameisen von *Lasius brunneus* auffinden. In der Rinde dieser Bäume bauen diese Ameisen, worauf bereits Forel[1]) hingewiesen hat, gewöhnlich auch ihr Nest. Werden die Gallerien und Wohnplätze der Ameisen plötzlich blosgelegt, so tragen diese letzteren die Blattläuse sofort nach den noch nicht zerstörten Teilen des Baus, oder sie begleiten dieselben wenigstens dahin, falls sie nicht imstande sind, sie zu schleppen. Die Blattläuse der Gattung *Stomachis* sind mit sehr langen, die Körperlänge um das $1^1/_2$—3fache übertreffenden Saugrüsselchen versehen; sie versenken den aus der Rüsselspitze hervorragenden Saugapparat meist sehr tief in die Gewebe der Pflanzen und ziehen denselben häufig mit großer Mühe wieder aus dem Pflanzenteil heraus. Allein bei dieser Arbeit werden sie gewöhnlich von den Ameisen unterstützt: „et rien n'est drôle," sagt Forel, „lorsqu'on les a mis à découvert, comme de voir les *L. brunneus* tirer de toutes leurs forces ces pauvres bêtes dont la trompe qui sort lentement de l'écorce est si tendue qu'elle risque de se rompre"[2]). Obgleich *Lasius brunneus* für gewöhnlich nur mit Blattläusen der Gattung *Stomachis* zusammenlebt, so kann diese Ameise sich doch der Nahrung wegen auch an andere Blattläuse halten, wenn solche ihr dargeboten werden. Ich setzte Blattläuse von *Trama radicis* in ein Reagenzglas zu Ameisen von *Lasius brunneus*, welche schon lange vor diesem Versuch gehungert hatten: die Ameisen wandten sich sofort den Blattläusen zu und begannen dieselben mit ihren Antennen zu berühren, worauf die Blattläuse durch Austretenlassen von Exkrementtröpfchen reagierten.

Gleich *L. brunneus* beziehen auch die gelben Ameisen der Gattung *Lasius*, und zwar *L. flavus*, *umbratus* u. a., welche eine unterirdische Lebensweise führen, ihre Nahrung ausschließlich von

1) Forel, A. l. c., pp. 377—378.
2) Forel, A. l. c., pp. 378.

den durch sie kultivierten Wurzelläusen. Auch an diesen Ameisen hat schon Huber sehr schätzenswerte Beobachtungen angestellt. „J'ai vu les fourmis", so fährt Huber fort, „de deux nids voisins se disputer leurs pucerons: quand celles de l'un pouvoient entrer chez les autres, elles les déroboient aux véritables possesseurs, et souvent ceux-ci s'en emparoient à leur tour; car les fourmis connoissent tout le prix de ces petits animaux, qui semblent leur être déstinés: c'est leur trésor; une fourmilière est plus ou moins riche selon qu'elle a plus ou moins de pucerons; c'est leur bétail, ce sont leurs vaches et leurs chèvres: on n'eût pas deviné que les fourmis fussent des peuples pasteurs"[1]).

Längs trockenen Kanälen an Wegen, an Böschungen von Wällen und Aufschüttungèn, in Gärten endlich kann man häufig *Artemisia campestris* und *vulgaris* sowie *Cichorium intybus* antreffen, an deren Wurzeln *Trama radicis* saugt. Es genügt, einigermaßen vorsichtig die Wurzeln dieser Gewächse aus der Erde zu ziehen, um auf denselben sowohl Blattläuse als auch Ameisen anzutreffen, welch letztere größtenteils eine gelbe, seltener eine braune Färbung besitzen. Bei dieser Gelegenheit wird ein Teil der Blattläuse und Ameisen zufällig auf den Boden geworfen werden, doch fallen die Blattläuse auch von selbst leicht von den Wurzeln herab. Nun entrollt sich vor den Augen des Beschauers ein interessantes Bild, indem die gelben Ameisen die Blattläuse mit ihren Kiefern ergreifen und bemüht sind, dieselben unter die Erde zu ziehen, während die Blattläuse sich dabei ganz ruhig verhalten und die Beine an den Körper legen[2]). Legt man ein Stück der Wurzel in ein Reagenzglas, schüttet etwas Erde hinein und bringt das Reagenzglas in eine horizontale Lage, so kann man nach einigen Stunden oder nach Verlauf einer Nacht beobachten, wie gut sich Ameisen in dem ihnen vollständig unbekannten Ort eingerichtet haben: sie reinigen die Wurzeln von der daranhaftenden Erde, legen um die Wurzeln herum Gänge und Behausungen für die Blattläuse an und setzen letztere an die Wurzeln, worauf sie die Früchte ihrer Tätigkeit genießen (Fig. 4).

Die Wurzelläuse werden auch von anderen Ameisenarten gepflegt, so z. B. von der braunen Ameise *Lasius niger*, den brennenden Ameisen der Gattung *Myrmica*, von den sehr kleinen *Tetramorium caespitum* (der „mikroskopischen" Ameise Huber's).

Alle diese Ameisen legen ihre Nester oder wenigstens Gänge um die Wurzeln herum an, auf welchen die Blattläuse saugen. Sie befreien neue Wurzelteile oder unterirdische Pflanzenteile überhaupt von der anhaftenden Erde, um sie den Blattläusen zugäng-

1) Huber, P. l. c., pp. 192—194.

2) Berührt man diese Blattläuse mit irgend einem Gegenstand, so werden sie gleichfalls ganz ruhig und unbeweglich.

lich zu machen. Lichtenstein[1]) beobachtete, wie die braunen Ameisen von der Erdoberfläche ausgehende röhrenförmige Gänge um die Wurzeln von Gräsern anlegten, welche für die von dem roten Hartriegel (*Cornus sanguinea*) hierher herüber geflogenen geflügelten Blattläuse von *Schizoneura corni* Fbr.[2]) bestimmt waren. Viele Blattlausarten überwintern auch an Pflanzenwurzeln, während die von Ameisen besuchten Blattläuse mit diesen ersteren überwintern. Einst fand ich im Dezember bei einem Frost von —12° R. in der Umgebung von Warschau Blattläuse der Art *Trama troglodytes* Heid. in Ameisennestern.

Einige gelbe Ameisen begnügen sich nicht allein damit, Wurzelläuse zu pflegen, sondern sie sammeln in ihren Nestern auch noch Eier von Blattläusen an, welche sie auf der Erde finden und pflegen dieselben sorgfältig in ihren Nestern. Bereits Huber entdeckte in den Behausungen von gelben Ameisen braune Blattlauseier, welche von den Ameisen sorgfältig gepflegt wurden. Das einemal fand Huber solche Eier im November, ein anderesmal im Frühjahr, wobei die Eier beide Male von verschiedener Größe waren. demnach also verschiedenen Blattlausarten angehörten. In folgender Weise beschreibt Huber die Pflege, welche die Ameisen den Eiern der Blattläuse angedeihen lassen, eine Pflege, wie er sie bei sich zu Hause beobachten konnte, wohin er eine „Hütte" der Ameisen verbracht hatte: „Je les (die Eier) avois placés, pour les mieux observer, dans un convercle de boîte recouvert d'une glace; ils étoient réunis en tas comme ceux des fourmis elles-mêmes; leurs gardiennes paroissoient y mettre un grand prix: après les avoir visités, elles en emportèrent une partie dans la terre, mais je fus témoin des soins qu'elles donnèrent aux autres; elles s'en approchèrent en écartant un peu leurs pinces, firent passer leur langue entre deux, l'alongèrent, la promenèrent alternativement sur chacun de ses oeufs, et je crus voir qu'elles y déposoient une substance liquide; elles paroissoient les traiter exactement comme ceux de leur espèce: elles le palpoient avec leurs antennes, les reunissoient et les portoient fréquement à leur bouche; elles ne les quittoient pas un instant; elles les prenoient, les retournoient, et après les avoir visités avec soin, elles les emportèrent avec une extrême délicatesse dans la petite case de terre que j'avois placée auprès d'elles"[3]).

Ein anderesmal fand Huber[4]) im Frühjahr Eier von Blatt-

1) Annales Soc. Entom. France, 5. sér., t. X, 1880, Bull. p. CIII.

2) Die tatsächliche Migration von *Sch. corni* auf die Wurzeln gewisser Gramineen, wo diese Blattlaus unter dem Namen *Sch. venusta* Pass. bekannt war, wurde von Osborn (1889) und unabhängig von diesem auch von mir (1896 u. 1897) nachgewiesen.

3) Huber, P. l. c., pp. 205—206.

4) Huber, P. l. c., pp. 184—187.

läusen in einem Nest von gelben Ameisen. Bei ihm zu Hause krochen aus diesen Eiern Blattläuse aus, welche an einem ihnen dargebotenen Eichenzweig zu saugen begannen, während die Ameisen anfingen, ihre Nahrung von ihnen zu erhalten. In der Natur besuchen die gelben Ameisen die Blattläuse jedoch natürlich nicht auf Eichenzweigen, weil sie die Erde fast nie verlassen.

Späterhin beobachtete auch Lubbock Eier einer Blattlausart in einem Nest von *Lasius flavus*. Im Frühjahr krochen aus den Eiern junge Blattläuse aus, welche sich sodann aus dem unterirdischen Bau nach außen begaben, wobei die Ameisen selbst ihnen bisweilen behilflich waren, den ersteren Ort zu verlassen. Einmal schleppten offenbar die Ameisen selbst die Blattläuse zu den bei dem Ameisenhaufen wachsenden Pflanzen, und als die Blattläuse sich auf diesen Pflanzen häuslich eingerichtet hatten, bauten diese selben Ameisen um dieselben herum und über denselben Erdwände auf. Die Blattläuse lebten hier den ganzen Sommer über und am 9. Oktober wurden eine mehr oder weniger beträchtliche Anzahl von Blattlauseiern gefunden. „Sie (die Eier)", sagt Lubbock, „sind von keinem direkten Nutzen für die Ameisen, und doch lassen diese sie nicht, wo sie gelegt sind, der Strenge der Witterung und zahllosen Gefahren ausgesetzt, sondern tragen sie in ihre Nester und pflegen sie mit der äußersten Sorgfalt die langen Wintermonate hindurch bis zum folgenden März, wo sie dann die Jungen hinaustragen und wieder auf die jungen Sprösslinge des Gänseblümchens setzen. Dies scheint mir ein höchst merkwürdiger Fall von Überlegung. Unsere Ameisen mögen sich allerdings keine Vorräte für den Winter sammeln, aber sie tun mehr: sie halten sechs Monate lang die Eier, welche sie in den Stand setzen sollen, sich währenddes nächsten Sommers Nahrung zu verschaffen, ein Fall von Überlegung, wie er im Tierreich nicht seinesgleichen hat[1])."

Del Guercio beobachtete die Pflege, welche die gleiche Ameisenart, *L. flavus*, den Eiern von *Trama radicis* angedeihen ließ, die von den Geschlechtsindividuen dieser Art abgelegt werden, wobei diese letzteren von ihm erstmals im Herbst konstatiert wurden[2]). Schouteden dagegen beobachtete die Pflege von Eiern von *Aphis plantaginis* Schr. durch *L. flavus*, wobei diese Eier, wie auch ich dies schon früher beobachtet hatte, an Stengeln von *Plantago* und *Achillea millefolium*, nahe an der Erde und zum Teil auch in der Erde abgelegt wurden.

---

1) Lubbock, John. Ameisen, Bienen und Wespen. Leipzig 1883, pp. 60—61.

2) Diese Beobachtungen führe ich nach der oben zitierten Arbeit von Schouteden an (1902, p. 139).

Forbes teilt mit[1]), dass die Ameisen der Art *Lasius alieno-brunneus*, welche einige Wurzelläuse kultivieren, den Eiern dieser letzteren ebenfalls in ihren Nestern Pflege angedeihen lassen, indem sie dieselben bald in eine Tiefe bis zu 6 Zoll herunterschaffen, bald dagegen, je nach dem Wetter, nach der Oberfläche tragen, wie sie dies auch mit ihren eigenen Puppen tun.

Ich beschloss, die Beobachtungen der vorerwähnten Autoren über die Pflege der Blattlauseier seitens der Ameisen nachzuprüfen, und dabei festzustellen, welche Ameisenarten über diese Fähigkeit verfügen. Im Jahre 1898 hielt ich in Reagenzgläsern Ameisen folgender Arten: *Lasius flavus, umbratus, niger* und *brunneus*. Allen diesen Ameisen legte ich große Eier einer *Stomachis*-Art (*St. bobretzkyi mihi*) vor, welche ich im Oktober unter der Rinde von Weiden und Pappeln gefunden hatte. Es stellte sich nunmehr folgendes heraus. Während die Ameisen *L. umbratus* sich auf eine Untersuchung der ihnen vorgelegten Eier beschränkten und diese späterhin in Ruhe ließen, ohne sie weiter zu beachten, und *L. niger* dieselben überhaupt kaum beachtete, begannen die Ameisen von *L. flavus* sofort die Eier in ihre Behausungen zu schleppen, welche sie (im Reagenzglas) in der Erde an den Wurzeln einer Graminee angelegt hatten. Die Eier der Blattläuse hatten eine so beträchtliche Größe (2,40 mm Länge und 1,06 mm Dicke), dass die Ameisen kaum imstande waren, dieselben mit ihren Kiefern zu umfassen und infolgedessen die Eier nur mit großer Mühe von der Stelle bewegten. Ich sah, wie eine Ameise bemüht war, ein Ei von der Rinde, an welcher dasselbe etwas anhaftete, abzulösen. Bei der Untersuchung des Gläschens sah man die Blattlauseier bisweilen in den Gängen der Ameisen an den Wänden liegen; bei Licht ließen die Ameisen dieselben jedoch nicht hier, sondern schleppten sie ins Innere ihrer Behausungen. Im letzten Drittel des November entwickelte sich infolge der Wärme der Zimmerluft eine junge Blattlaus, welche aus dem Ei kroch und allein, ohne Ameisen, an der Wand des Gläschens saß, als ich sie entdeckte. Indem ich die größte Kammer der Ameisen behutsam bloßlegte, sah ich darinnen außer den Ameisen auch noch vier Blattlauseier; ein Teil derselben wurde sofort von den Ameisen erfasst und in dunklere Teile des Baues verbracht. (Fortsetzung folgt.

1) Forbes, S. A. Summary history of the corn-root Aphis-Insect-life, III, pp. 233—238 (Zitat nach Archiv f. Naturgesch.).

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der kgl. bayer. Hof- u. Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**
Professor der Botanik — Professor der Zoologie
in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal
Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

XXVII. Bd. 1. April 1907. № 8.

Bemerkungen zur Morphologie und zur Genese des Amphioxus-Rückenmarkes.

Von Dr. **Max Wolff**.
(Kaiser-Wilhelm-Institut für Landwirtschaft, Bromberg.)

(Schluss.)

Der bei Cyclostomen und Teleostei vorhandene Prozess wird als eine sekundäre Modifikation des sonst verbreiteten angesehen, zumal auch bei *Amphioxus* ein wirkliches Medullarrohr sich darstellt (**Hatscheck**). Dabei dürfte zu beachten sein, dass hier die Rückenmarksanlage schon in der Plattenform vom Ektoderm sich trennt und dieses als Decke der späteren Rinne empfängt. Erst dann kommt es zu einer Rohrbildung. Diese wird nur von einer einzigen Zellschicht dargestellt. Nehmen wir dazu den ausgebildeten Zustand in Vergleichung, so ergibt sich eine wesentlich bilaterale Ausbildung des nur ventral kontinuierlichen Markes und dieses Verhalten lässt den scheinbaren dorsalen Verschluss des Rohres anders beurteilen. Der Zentralkanal ist der Boden der Rinne, die sich bei Ausbildung beider, einander median berührender Hälften in dorsaler Richtung zwischen jene als feine Spalte fortsetzt."

Nach allem halte ich es für verfehlt, diese Spalte, die bis zu ihrem dorsalen Ende von Ependym ausgekleidet und eng von Nervenzellen umlagert ist, mit der Raphe höherer Vertebraten, und nur den Boden der Spalte, der im allgemeinen noch nicht

einmal ein stärkeres Auseinanderweichen der Seitenwände des Rohres zeigt, dem Zentralkanal der letzteren zu homologisieren. Die Raphe der Cranioten ist eine Neubildung und sehr natürlich erscheint es, dass in sie, die von den Goll'schen und Burdach'schen Strängen etc., begleitet wird, Verlagerungen von Nervenzellen auf dem oben geschilderten Wege nicht erfolgen können, — ebensowenig, wie in den engen, aber von einem sehr fest gefügten Ependym ausgekleideten Zentralkanal, der für solche nach oben drängende Elemente ein unüberwindliches Hindernis bildet. Immerhin mögen die schönen Zellen, die man gelegentlich in der vorderen Kommissur findet (einen solchen Befund aus dem Lendenmark der Katze hatte ich kürzlich beiläufig mitgeteilt), in Betracht kommen, als Elemente, die in einer Wanderung, ähnlich der jener intrakanalikulären Kommissuren- und Anastomosenzellen von *Amphioxus*, begriffen waren, aber vor dem fest umwandeten Zentralkanal und dem peripendymären Gefüge von Gliafibrillen Halt machen mussten. Bedenken wir übrigens, dass dieses Gefüge bei den Petromyzonten und Selachiern — wie überhaupt auch das gesamte Gliagerüst —, primitiver sich verhält, als es in weiter differenzierten Zuständen bei den höheren Cranioten der Fall ist, so gewinnt der Reißner'sche Faden, der bei *Amphioxus* und bei niederen wie höheren Cranioten auch neuerdings immer wieder beschrieben und von vielen Autoren als nervös aufgefasst worden ist, erhöhtes Interesse. Ich habe immer Bedenken getragen, an dem nervösen Charakter des Reißner'schen Fadens so ohne weiteres zu zweifeln, wie es von mancher Seite geschehen. Ich greife aus der größeren Zahl einwandfreier Arbeiten, die über diesen Gegenstand in neuerer Zeit veröffentlicht sind, nur einige heraus. Ich erinnere vor allem an die wiederholten Angaben von Sargent über die merkwürdigen Ganglienzellen im Tektum von *Amia*, deren Achsenzylinder in den Ventrikel und von dort kaudalwärts im Lumen des Zentralkanales als Reißner'scher Faden weiterziehen. Ähnlich verhalten sich nach Sargent einige Zellen im Ventriculus lateralis (!), deren Axone kranialwärts im Zentralkanal verlaufen. Es ist doch höchst auffällig, dass der ganze, mit dem Opticus und dem Kleinhirn verbundene Mechanismus bei allen Höhlentieren, sowie bei den Blindgeborenen bis zur Erlangung der Funktionsfähigkeit der Augen fehlt! Ich glaube nur nach dem oben gesagten nicht, dass es sich um ausgewanderte Zellen handelt, wie Sargent will. Denn uns fehlt jede positive Beobachtung, trotz Wiedersheim, Forel, Duval, Rabl-Rückhard, Ziegler u. a., dass eine Nervenzelle irgendeiner aktiven Bewegung fähig wäre, noch gar fähig sein könnte, den primären Konnex zu lösen, an dessen Existenz zu zweifeln kein Recht mehr besteht, seitdem uns Braus einen exakten experimentellen Beweis dafür geliefert hat. Auch Kölliker hat in seiner Arbeit über die Hofmann'schen Kerne

sich für die nervöse Natur des Reißner'schen Fadens ausgesprochen. Dass aber Fasern, die die Sinneszellen des Auges mit entfernten Muskelgruppen unter Vermittelung einer oder weniger Stationen zu verbinden haben, nach dem oben Dargelegten das erste Anrecht besitzen, ganz beträchtlich im Laufe der Histo- und Organogenese auf Zug beansprucht zu werden, dürfte doch wohl kaum wunderbar erscheinen.

Auch auf die weitere Entgegnung, warum es dann nicht einfach zu einer passiven Verlängerung der Fortsätze auf Kosten des Zellkörpers kommt, wenn dieser hochgradig auf Zug beansprucht wird, glaube ich eine genügende Antwort geben zu können. Ich darf, nach dem in meinen früheren Arbeiten Gesagten, diese Frage wohl ganz kurz in folgender Weise beantworten.

In einem gewissen Stadium der histologischen Differenzierung erlangen eine ganze Anzahl von Zellformen, und zu ihnen gehören auch die Nervenzellen, dadurch eine gewisse Fixierung ihres morphologischen Status, dass in sie — ob von ihnen, oder, wie bei den uns interessierenden Zellen einige Autoren wollen beobachtet haben, durch fremde Gewebselemente, bleibt für die Frage des mechanischen Effektes gleichgültig —, stützende Gerüste eingebaut werden. Ich habe in meinen früheren Arbeiten zuerst nur andeutend, später eingehender meine Auffassung dieser Gebilde dargelegt. Angesichts der in dieser Frage herrschenden Uneinigkeit fast sämtlicher Autoren glaube ich jedoch hier ruhig meine Auffassung wiederholen zu dürfen, wenn ich auch, was ihre Begründung anlangt, auf meine früheren Arbeiten verweisen muss.

Nach allem, was an zuverlässigen Angaben vorliegt, gibt es zwei genetisch zwar sehr wahrscheinlich grundverschiedene, funktionell aber in dem einen wichtigen Punkte, dass sie nämlich nichts mit der Reizleitung direkt zu tun haben, übereinstimmende Bildungen im Nervengewebe: Glia- und Neurofibrillennetze. Held's klassische Untersuchungen sind es in erster Linie gewesen, die uns von den außerordentlich engen topographischen Beziehungen unterrichtet haben, in denen jene Derivate der Glia zu der Nervenzelle stehen können, die sie „hosenartig" umhüllen. Für die Realität dieser Bildungen und die ihnen von Held gegebene Deutung kann ich voll eintreten, da ich in der glücklichen Lage bin, als Schüler Held's, dem ich die Einführung in die Nervenhistologie danke, die seinen Mitteilungen zugrunde liegenden Präparate selbst gesehen zu haben. Ich bin überzeugt von der Identität der Glianetze Held's mit den Golgi- und Bethe-Netzen. In diesen Netzen ist schon ein Apparat gegeben, der zweifellos viel zur Festigung der Form des Nervenzellkörpers beiträgt.

Dieselbe Bedeutung ist jenen Netzbildungen oder besser Geflechten zuzusprechen, die von Apáthy, Ramón y Cajal, Held, Donaggio,

Jovis, Bielschowsky, mir und anderen in und an Nervenzellen beschrieben sind und in die Elementarfibrillen der Axone und Plasmafortsätze übergehen. Was ihre Lagerung und morphologische Beschaffenheit anlangt, habe ich allmählich die Überzeugung gewonnen, dass ich mich jetzt fast völlig mit den, ursprünglich auch von mir sehr skeptisch betrachteten Angaben Apáthy's identifizieren kann. Meine Bielschowsky-Präparate haben mir gezeigt, dass das ganze Nervensystem, dessen spezifische Elemente unter sich noch mit den Elementen der peripheren Innervationsgebiete durch primäre Plasmabrücken derart verbunden sind, dass es fast angezeigt erscheinen könnte, wenn auch nicht in praxi, so doch theoretisch — wofern man nicht überall von Syncytien reden will —, den alten Zellbegriff gänzlich fallen zu lassen und nur von Energiden, im Sinne von Sachs, oder, wie ich als Morphologe vielleicht in Anlehnung an die Theorien von R. Hertwig vorschlagen darf, von Chromidialbezirken oder Chromidiomen zu sprechen, — kurz, dass das ganze Nervensystem mit allen seinen Elementen und mit jedem innervierten Strukturelement des gesamten Organismus morphologisch einen auf primärer Kontinuität beruhenden Konnex von Anbeginn aller phylogenetischen und ontogenetischen Entwickelung aufweist, so dass die nicht mehr weg zu leugnende Tatsache dem morphologischen Verständnis keine weiteren Schwierigkeiten mehr bietet, dass nämlich, wie Apáthy vor mehreren Dezennien zuerst angegeben hat, die Neurofibrillen ein Geflecht bilden, dessen fibrilläre Elemente weder Anfang noch Ende erkennen lassen (als in sich zurücklaufende, mannigfach verflochtene Schleifen!) und, unbekümmert um sogenannte Zellgrenzen, die Gewebe durchziehen. Aber ich habe gleichzeitig stets hervorgehoben und tue dies auch jetzt und präzisiere dadurch gleichzeitig den entscheidenden Unterschied zwischen meiner Auffassung der Neurofibrillen und, implizite, des Neuronproblems, und der von Apáthy, Bethe, Bielschowsky und den meisten neueren Autoren überhaupt, — die Neurofibrillen haben nichts mit der Reizleitung selbst zu tun, sie sind nur die wichtigsten und unmittelbarsten Stützen der reizleitenden Substanz, des Leydig-Nansen'schen Hyaloplasmas, die mit ihrem keinerlei sogen. Zellgrenzen respektierendem Verlaufe doch keineswegs jene physiologisch wohl abgrenzbaren Bezirke aufheben, die heute das darstellen, was Waldeyer vor Jahren physiologisch und morphologisch (in diesem letzten Sinne durchaus zutreffend, da damals der Zellbegriff eben auch morphologisch schärfer umrissen werden konnte, als heute) als Neurone so außerordentlich glücklich abgrenzte und bezeichnete, dass wir auch heute noch, meine ich, allen Grund haben, an der Neuronlehre festzuhalten.

mutatis mutandis, d. h. mit derselben Reserve, mit der wir heute von der Zelle als einem „Gewebs“-Element reden.

Diese stützenden Neurofibrillen sind es zweifellos in erster Linie, die dadurch indirekt einen großen Einfluss auf den Verlauf der Reizleitungsbahnen gewinnen, dass das ihnen anhaftende, ihre Bündel, Netze und Filze, wie Wasser das Gespinnst eines Wollfadens, durchtränkende Neuroplasma sich, sobald der Einbau jenes Stützapparates erfolgt ist, nicht mehr selbständig verlagern, oder durch Wachstumsprozesse der oben geschilderten Art verlagern oder überhaupt verändern lassen kann. Die Neurofibrillen hindern also die Streckung des Neurons, die, bei Vermeidung einer Verlagerung solcher Art, wie wir sie bei *Amphioxus* gefunden haben, die notwendige Reaktion auf den Zug sein würde, der infolge jener Wachstumsprozesse notwendig auftreten muss. Sie werden es ferner auch sein, die bewirken, dass, „wie eine Bogensehne“ die Plasma- und Neuritenfortsätze das weiche, sie einhüllende Gewebe, — und so auch das primitive Ependym des Zentralkanals der *Acranier* durchschneiden.

Dass die Neurofibrillen außerordentlich frühe auftreten, bei den Selachiern schon kurz nach Schluss des Medullarrohres, davon habe ich mich an Präparaten, die mir seinerzeit mein sehr verehrter Kollege Bielschowsky demonstriert hat, mit eigenen Augen überzeugen können. Ich glaube bestimmt, dass dasselbe auch bei den Acraniern früh genug, um meine Theorie zu rechtfertigen, sich wird nachweisen lassen[1]). Da ich leider wohl kaum sobald in den Besitz des nötigen Materiales kommen dürfte, kann ich nur hoffen, dass ein anderer, der in dieser glücklichen Lage ist, recht bald an embryonalem Material die Neurofibrillen der nervösen Elemente des Medullarrohres wird nachweisen können.

IV. Eine Schlundringtheorie des Rückenmarkes.

Eine Schlundringtheorie des Rückenmarkes habe ich zuerst in meiner Cnidarierarbeit in kurzen Zügen angedeutet. Ich resumierte damals: „Im ganzen Actinienkörper finden sich nervöse Elemente. Sehr große Nervenzellen sind besonders zahlreich in der Mundscheibe eingelagert, und zwar hier wieder am dichtesten zusammengedrängt an der Basis des Tentakel. Außerdem gehen von da in der Richtung auf die Mundöffnung zu Radien reihenförmig angeordneter, großer, bipolarer, mit der konvexen Seite noch ganz im Bereich der mittleren Höhe der Epithelzellen steckender Nerven-

1) In betreff des Elementarfibrillenproblems vgl., außer dem oben Gesagten, auch meine Endfußarbeit.

zellen. Die Nervenschicht in der Mundscheibe der Actinien stellt ein primitives Zentralnervensystem, den Nervenring der Actinien dar. Hier sei auch die Überzeugung ausgesprochen, dass die prostomale Region diese Bedeutung für die Anlage des nervösen Zentralorganes im ganzen Phylema beibehält. Ich erachte den vielgesuchten „Schlundring" der Vertebraten für längst gefunden in den nervösen Anlagen, die den uralten Weg der Nahrungsaufnahme umlagern: Neuroporus — Canalis centralis — Ductus neurentericus. Das Medullarrohr ist dem Schlundring der Evertebraten homolog."

Auf den hier angedeuteten Gedankengang habe ich später nur in einem kurzen Aufsatz in der Nat. Wochenschr., Jahrg. 1905, zurückgreifen können. Eine Modifikation in einem, wie ich denke, nicht wesentlichen Punkte möchte ich heute hinzufügen, im übrigen aber die eingehende Begründung einer umfangreicheren Darstellung der vergleichenden Histogenese der nervösen Strukturen vorbehalten, die ich in einiger Zeit zu veröffentlichen hoffe.

Die im Prinzip ringförmige Anlage des Vertebratenzentralnervensystems kann niemand leugnen, ebensowenig die Beziehungen dieses Organs zum Urmund. Es frägt sich nur für meine Schlundringtheorie, welcher Art diese Beziehungen sind.

Für die Beurteilung dieser Frage scheint mir folgende Überlegung, die H. E. Ziegler gelegentlich in seinem Lehrbuche der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der niederen Wirbeltiere anstellt, von Interesse zu sein. „Zur Zeit, als der Blastoporus Mund war, stellte die Medullarplatte eine Flimmerrinne dar, welche zu dem Munde führte, ähnlich dem Flimmerstreifen, welcher an der Ventralseite der Trochophora von Anneliden und Mollusken verläuft. Die Ernährung fand also in der Weise statt, dass feine Nahrungsteilchen durch die Flimmerung der Medullarplatte in den Blastoporus geführt wurden. Als dann die Medullarplatte rinnenförmig wurde und an ihrem hinteren Teile vom Ektoderm überdeckt war, ging der Wasserstrom durch den vorderen Neuroporus ein und gelangte durch den Canalis neurentericus in den eigentlichen Darmkanal. Aus diesem musste das Wasser durch periodische Umkehrung der Strömungsbewegung wieder ausgeleert werden oder durch die Körperwandung hindurchdiffundieren. Das eine wie das andere war ein unvorteilhafter Umstand, welcher behoben wurde, indem an dem eigentlichen Darm andere Öffnungen entstanden, der After, die Kiemenspalten und der Mund. Vielleicht ist der After die älteste dieser Öffnungen und hatte ursprünglich nur die Funktion, das durch den Neuralkanal einströmende Wasser periodisch aus dem Darmkanal abzulassen. Als dann der Mund und die Kiemenspalten entstanden, war die Nahrungszufuhr durch den Neuralkanal nicht mehr nötig und folgte die Obliteration des

Canalis neurentericus. Nachdem der Neuralkanal seine Verbindung mit dem Darm verloren hatte, hatte vielleicht das Epithel des Zentralkanals noch lange Zeit die Funktion eines Sinnesepithels, bis im weiteren Gange der Stammesentwickelung auch der Verschluss des vorderen Neuroporus erfolgte."

Meine Anschauung über den primitiven morphologischen Chaakter des Intestinums stimmt also mit der Ziegler's im wesentlichen überein. Vielleicht divergieren aber unsere Ansichten über die primitive Bedeutung der Flimmerrinne. In dieser Hinsicht ist es also meine Aufgabe, neues Beweismaterial vorzubringen, was, wie oben angekündigt, später geschehen soll. Augenblicklich will ich nur kurz meine Stellung gegenüber der Tatsache, dass die primitive Anlagè bei *Amphioxus* (und allen übrigen Vertebraten) nicht unmittelbar mit dem Urmund identisch ist, zu präzisieren.

Ich bin der Meinung, dass die Flimmerrinne der Trochophora — wenn sie überhaupt mit der Medullarplatte homologisiert werden kann —, in engster Beziehung zu den Strukturelementen des Urmundes steht, dass sie schließlich also als sekundäre Anpassung ebenso gedeutet werden müsste, wie es dann auch mit der sekundären Einfaltung der Medullarplatte nicht anders sein kann, so dass der Urmund selbst der ruhende Pol zwischen diesen Erscheinungen sein würde. Das einemal, bei den Wirbellosen also, hätten wir es mit einer postprostomalen nervösen Zentralanlage, bei den Chordaten mit einer präprostomalen zu tun. Immer, und das ist es ja, worauf es mir allein bei einer Schlundringtheorie ankommen kann, erfolgt die Anlage des Zentralorganes ringförmig und umgibt den Weg der Nahrungszufuhr, so dass von ihm die primitivsten aller zur Erhaltung des Lebens notwendigen Reflexe, die trophotaktischen, stets vermittelt sein mögen und vor allem in Stadien höherer Entwickelung des gesamten Organismus dort die nötige Regulation und Koordination erfahren haben. In dieser Hinsicht gewinnt dann auch das Vorkommen der von Hesse, Retzius, Joseph, Edinger und mir beschriebenen Seh- und sonstigen Sinneszellen und sinneszellenähnlichen Elemente an Bedeutung und verliert den Charakter eines Sonderbefundes, ebenso, wie das auf sehr primitive Verhältnisse hinweisende Verhalten der anderen Nervenzellen, die fast sämtlich, beinahe ganz wie Sinneszellen, noch zwischen die Ependymzellen einragen, ferner in ihren zum Teil außerordentlich breiten plasmatischen Anastomosen noch Verhältnisse zeigen, wie sie sonst nur in frühesten Stadien der Ontogenese so ausgeprägt zu finden sind. Auch ein schon von einer anderen Seite oben von mir behandelter Befund erhält mit aus der Tatsache, dass bei *Amphioxus* der Zentralkanal eine eben obliterierende Darmwand, das Zentralnervensystem eine (phylogenetisch) noch ganz unerhörte Vorwärtsverlagerung erfahren hat, der die Wachstums-

potenzen seiner Elemente noch nicht ohne weiteres gerecht zu werden vermögen, seine Erklärung: die Tatsache, dass große Elemente eines Gewebes in das Lumen eines hindurchziehenden Kanales verlagert werden. Jene Vorwärtsverlagerung des Zentrums muss ja an ihrem Teil noch ganz beträchtlich die Beanspruchung der peripheren Verbindung auf Zug erhöhen, die schon allein infolge der mächtigen Entwickelung der innervierten Primitivorgane zweifellos ein ansehnliches Maß erreicht haben muss.

Literatur.

Bielschowsky, M., und Wolff, M., Zur Histologie der Kleinhirnrinde. Journ. f. Psychol. u. Neurol., Bd. IV, 1904, p. 1—23, mit 4 Tafeln.

Braus, H., Experimentelle Beiträge zur Frage nach der Entwickelung peripherer Nerven. Anat. Anz. Bd. XXVI, 1905.

Edinger, L., Einiges vom „Gehirn" des *Amphioxus*. Anat. Anz. Bd. XXVIII, 1906, p. 417—428, mit 15 Abbildungen.

Gegenbaur, C., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie Leipzig 1898.

Hatschek, B., Studien über Entwickelung d. *Amphioxus*. Arb. a. d. Zool. Inst. zu Wien, Bd. IV, 1882

Heymans et van der Stricht, Sur le Système nerveux de l'*Amphioxus* etc. Mem. cour. et des sav. étrang., de l'Akad. R., T. LVI, Bruxelles 1898.

Joseph, H., Über eigentümliche Zellstrukturen im Zentralnervensystem v. *Amphioxus*. Verh. Anat. Ges. 18. Vers. p. 16—26, 6 Figg., 1904.

Rosenzweig, E., Beiträge zur Kenntnis des feineren Baues der Substantia gelatinosa Rolandi des Rückenmarks. Dissert. Berlin 1905.

Sargent, P. E., The Optic Reflex Apparatus of Vertebrates for Short-circuit Transmission of Motor Reflexes through Reißner's Fibre etc. Bull. Mus. Harvard Coll. Vol. XXV, 1904.

Schneider, K. C., Lehrbuch der vergl. Histologie der Tiere. Jena 1902.

Wolff, M., Neue Beiträge zur Kenntnis des Neurons. Dieses Centralbl., Bd. XXV. 1905. Daselbst die weitere Literatur.

Ziegler, H. E., Lehrbuch der vergl. Entwickelungsgeschichte der niederen Wirbeltiere. Jena 1902.

Erklärung der auf den Textfiguren angewandten Abkürzungen.

A.C.L. u. *A.C.Z.* = Anastomosierende Kommissurenzelle.
Ax. = Axon einer Kupffer'schen Zelle.
B.d.C.C. = Boden des Zentralkanales.
C.C. = Zentralkanal.
C.Z. = Kommissurenzelle.
D. = Dorsal.
E.Z. = Ependymzelle.
Fasc. post. lat. = Hinterer Seitenstrang.
F.z.g.K. = Faserzüge zu den Kupffer'schen Zellen.
Gl.F. = Gliafibrille.
Gl.H. = Gliahülle.
Gl.Z. = Gliazellen.
G.K. = Kupffer'sche Zellen.
Gr.C.Z. = Große Nervenzelle der vorderen grauen Kommissur.
Gr.W. = Grenzwaben.
H.Str. = Hinterstränge.
H.W. = Hintere Wurzel.
L.B. = Längsbündel.
L.L.B. = Laterales Längsbündel.

M.F. = Müller'sche Kolossalfasern.
N.F. = Nervenfaser (Dendrit).
N.Z. = Nervenzelle.
o—z. = Orte von Nervenzellen und Faserursprüngen.
P.Fl. = Pigmentfleck.
S.Str. = Seitenstränge.
S.Z. = Sehzelle.
$S.Z._1$ u. $_2$ = Desgleichen.
V. = Ventral.
V.G.M. = Ventrale gelatinöse Masse.
V.Str. = Vorderstränge.
V.W. = Vordere Wurzel.
I. = Edinger'scher Nerv.
II. = Bisheriger Nerv I.

Die Ameisen und Blattläuse in ihren gegenseitigen Beziehungen und das Zusammenleben von Lebewesen überhaupt.

Eine biologische Skizze.

Von Privatdozent A. Mordwilko.

(Schluss.)

Während nun *Lasius flavus*, welcher in Freiheit vielleicht niemals von Blattläusen der Gattung *Stomachis* Nutzen zieht, sich deren Eier annimmt, wenn ihm solche vorgelegt werden, beachtet *Lasius brunneus*, welcher ausschließlich auf Kosten von *Stomachis*-Arten lebt und letztere durch Gewölbe aus faulem und zerkrümeltem Holz von der Außenwelt isoliert, die Eier der Blattläuse, welche man ihm in der Gefangenschaft vorlegt, nicht im geringsten. Ich hielt diese Ameisenart (*L. brunneus*) in einem Reagenzglas, in welches ich auch Eier von *Stomachis* legte, bemerkte jedoch kein einzigesmal, dass die Ameisen sich in irgend welcher Weise um diese Eier gekümmert hätten, selbst dann, wenn die Eier dem Licht ausgesetzt waren, während sie doch die Läuse selbst nicht am Licht belassen hätten. Allein diese Ameisen bedürfen auch keiner besonderen Fähigkeit, sich um die Blattlauseier zu kümmern, indem die Eier der von ihnen kultivierten Blattläuse in den Gängen der Ameisen selbst abgelegt werden, wo die im Frühjahr ausschlüpfenden Blattläuse denn auch anfangen zu saugen, zu wachsen und sich zu vermehren; dabei werden diese Eier an Orten abgelegt, wo ihnen keine Gefahr droht.

Zum Schluss muss noch auf die Eigenschaft einiger Ameisen hingewiesen werden, den geflügelten Individuen der von ihnen besuchten Blattläuse die Flügel abzubeißen.

Schon Huber[1]) hatte beobachtet, dass die Ameisen sich ihrer Nahrung wegen auch an geflügelte Blattläuse wenden, obgleich dies in weniger beharrlicher Weise geschieht. Allein es versteht sich

1) Huber, P. l. c., pp. 165—166.

von selbst, dass die Flügel bei den Blattläusen, indem sie deren Hinterleib dachförmig bedecken und häufig mehr oder weniger beträchtlich über das Hinterleibsende hinausragen, den Ameisen bedeutende Schwierigkeiten bei der Erlangung der flüssigen Exkremente von den Blattläusen in den Weg legen müssen. Augenscheinlich um ein solches Hindernis zu beseitigen, beißen nun einige Ameisenarten den Blattläusen die Flügel ab. Eine solche Fähigkeit besitzt *Lasius niger* und vielleicht auch die gelben Ameisen: *flavus* und *umbratus*. Lichtenstein beobachtete, wie schwarze Ameisen (wahrscheinlich *L. niger*) geflügelten *Schizoneura corni*, welche auf die Wurzeln von Gramineen herübergeflogen waren, die Flügel abbissen[1]); E. Bogdanoff fand geflügelte *Trama troglodytes* mit abgebissenen Flügeln in Nestern von Ameisen[2]); ich selbst fand geflügelte Weibchen von *Aphis piri-farfarae* und *Schizoneura corni-venusta* (Anfang Sommers, an den Wurzeln von Gewächsen) sowie von *Trama radicis* (in der zweiten Hälfte des Sommers und Anfang Herbst) mit abgebissenen Flügeln. Allein die Flügel werden nicht immer von den Ameisen abgebissen; so trifft man nach meinen Beobachtungen geflügelte Weibchen von *Aphis farfarae* und *Schizoneura corni* nur im Anfang des Sommers mit abgebissenen Flügeln an, während die später an Wurzeln angetroffenen Blattläuse ganze Flügel besitzen. Wahrscheinlich lässt sich dieser Umstand dadurch erklären, dass die Ameisen die Flügel der geflügelten Individuen von Blattläusen nur in dem Fall abbeißen, wenn sie es vorzugsweise mit diesen zu tun haben, d. h. wenn die ungeflügelten Blattlausweibchen aus irgend welchem Grunde nicht in größerer Anzahl aufgetreten sind, was im Anfang des Sommers (an Wurzeln) bei *Aphis farfarae* und *Schizoneura corni* der Fall ist.

Hiermit wollen wir unsere Betrachtungen über die Beziehungen der Ameisen zu den Blattläusen beschließen. Wir sahen, dass die Ameisen von den Blattläusen einen beträchtlichen Nutzen ziehen und dass einige Ameisenarten hohe Fähigkeiten in der Pflege der Blattläuse und sogar ihrer Eier erworben haben. Wir wenden uns nunmehr der Frage zu, ob auch die Blattläuse irgend einen Nutzen von den Ameisen haben, und wenn dies der Fall ist, welcher Art dieser Nutzen ist. Indem wir diese Frage beantworten, entscheiden wir damit gleichzeitig noch eine andere Frage, — und zwar: zu welcher Kategorie von Erscheinungen gehören die gegenseitigen Beziehungen zwischen den Ameisen und Blattläusen?

Wie schon weiter oben erwähnt wurde, gibt es Arten von Blattläusen, welche sogar bei der Abwesenheit von Ameisen Exkrementtröpfchen an ihren perianalen Härchen zurückhalten, obgleich

1) Annales Soc. Entom. France, 5. sér., T. X, 1880, Bulletin, p. CIII.

2) Bogdanoff, E. Die in Petrowsko-Razumowskoje vorkommenden Blattläuse (Vorl. Mitteil., Russisch). Moskau, p. 13.

es für sie in diesem Fall zweifelsohne vorteilhafter wäre, dieselben von sich zu spritzen, indem diese Tröpfchen, namentlich beim Austrocknen, mehr oder weniger klebrig sind. Es unterliegt keinem Zweifel, dass die erwähnte Eigentümlichkeit der Blattläuse (*Stomachis*, *Trama*, *Pentaphis*, *Pemphigus caerulescens*, *Aphis farfarae* u. a.) einzig und allein auf den Besuch dieser Blattläuse durch Ameisen berechnet ist. Bei den durch Ameisen besuchten Blattläusen sind die perianalen, dabei an dem äußersten Hinterleibsende angebrachten Härchen überhaupt mehr oder weniger gut ausgebildet (Fig. 3), und nur an diesen Härchen können die Exkrementtröpfchen aufgehalten werden. besonders zu der Zeit, wo die Blattläuse von den Ameisen besucht werden (Fig. 4f.). Bei den von Ameisen nicht besuchten Blattläusen dagegen sind die perianalen Härchen nur sehr schwach oder fast gar nicht ausgebildet, wie bei *Pemphigus bursarius*. Infolgedessen sind alle diese Blattläuse der Fähigkeit beraubt, Exkrementtröpfchen am Hinterleibe zurückzuhalten. Außerdem besitzen einige der genannten Blattläuse am Hinterleibsende, über der Analöffnung einen mehr oder weniger langen Fortsatz — ein Vorsprung des letzten (Anal-)Segments des Hinterleibs (sogen. Schwänzchen) (Fig. 2 u. 2a). Dieser Fortsatz bildet an und für sich ein großes Hindernis für die Ameisen bei dem Auflecken der Exkrementtröpfchen. selbst für den Fall, dass bei den betreffenden Blattläusen Perianalhärchen vorhanden wären. Andere der von Ameisen nicht besuchten Blattläuse scheiden an der Oberfläche des Hinterleibes einen wachsartigen Staub oder selbst eine mehr oder weniger lange Wolle ab, welche zum Teil in Staubform von oben herab auf die Exkrementtröpfchen fällt und diese letzteren vielleicht dadurch für die Ameisen ungenießbar macht; vielleicht aber steht auch die Ausscheidung von Wachs in Gestalt von Wolle oder Staub an der Oberfläche des Körpers in irgend welchem Zusammenhang mit einer etwas abweichenden Zusammensetzung der Exkremente bei den betreffenden Blattläusen; jedenfalls besteht die erstmals von dem Verf. (1894--95) konstatierte Tatsache, dass alle solche Blattläuse von Ameisen nicht besucht werden[1]).

Nach allem, was oben gesagt worden ist, wird man kaum annehmen können, dass die hier besprochenen Eigentümlichkeiten im

---

1) Es ist von Interesse, dass die einer Wachsbestäubung entbehrenden grünen Fundatrices von *Aphis padi* Kalt. nach meinen Beobachtungen mehr oder weniger eifrig von Ameisen (so z. B. von *Lasius niger*) besucht werden, während zwischen den mehr oder weniger bestäubten Generationen dieser Fundatrices nur selten Ameisen angetroffen werden. Allein die auf Gräser migrierten Generationen von Blattläusen, wo sie früher unter dem Namen *Aphis avenae* Fabr. bekannt waren (vgl. Mordwilko, 1897, 1901) sind zwar nicht bestäubt, werden aber doch fast gar nicht von Ameisen besucht. Diese Erscheinung lässt sich aber vielleicht durch irgend welche besonderen Ursachen erklären, z. B. durch den hier erschwerten Besuch von Ameisen oder dgl. m.

Bau und in den Instinkten der von Ameisen besuchten Blattläuse sich vollständig unabhängig von dem Besuch der Blattläuse durch Ameisen herausgebildet haben; alles weist im Gegenteil darauf hin, dass sich diese Eigentümlichkeiten bei den Blattläusen einzig und allein zum Zweck einer intensiveren Anlockung der Ameisen herausgebildet haben, und dass aus diesem Grunde der Besuch durch Ameisen von großem Vorteil für die Blattläuse sein muss.

Forel hat zuerst eine richtige Darstellung von dem Nutzen gegeben, welchen die Blattläuse aus dem Besuch der Ameisen ziehen, indem er darauf hinwies, dass „l'alliance entre les fourmis et les pucerons consiste en un échange de bons services, car les fourmis protègent leur bétail contre ses nombreux ennemis, soit contre les larves de coccinelles, de diptères etc.[1]).“ Später stellte der Botaniker Büsgen auch unmittelbare Beobachtungen darüber an, wie die Ameisen den Kampf mit einigen die Blattläuse räuberisch überfallenden Insekten aufnehmen, und zwar mit den Larven von Marienkäferchen (*Coccinellidae*), den schwerfälligen Larven gewisser Fliegen (*Syrphidae*) und den Larven der Blattlauslöwen (*Chrysopa*)[2]).

Die hier aufgezählten Feinde der Blattläuse gehören zu den allergefährlichsten für diese Insekten: diese Räuber leben ausschließlich auf Kosten der Blattläuse, welche sie in ungeheuren Mengen vertilgen. Hierauf hat seinerzeit bereits Réaumur[3]) hingewiesen:

„L'histoire des Pucerons nous a appris qu'il y en a tant d'Espèces, et si prodigieusement fécondes, qu'on doit être étonné que toutes les feuilles et toutes les tiges des plantes, des arbustes et des arbres n'en soient point couverts: mais lorsqu'on observe ces petits animaux, on voit bientôt ce qui les empêche de se multiplier excessivement; on trouve parmi eux d'autres insectes de plusieurs Classes, de plusieurs Genres et de plusieurs Espèces différentes, qui ne semblent naître que pour les dévorer, et entre lesquels il y en a de si voraces, qu'on est surpris ensuite que les Pucerons, malgré leur grande fécondité, puissent suffire à les nourrir.“

Außer den oben erwähnten, ausschließlich auf Kosten dieser Insekten lebenden Blattlausfeinden, gibt es auch noch andere Feinde derselben, und zwar sowohl unter den Insekten (Ohrwürmer[4]), Wanzen der Gattung *Anthocoris*, Sandwespen u. a. m.) als auch unter anderen Tierklassen, so z. B. unter den Spinnen und den Vögeln, welche neben anderer Beute oder Nahrung überhaupt auch Blattläuse verzehren. Es gibt außerdem noch Parasiten, welche

---

1) Forel, A. l. c., p. 421.

2) Büsgen, M. Der Honigtau. 1891, p. 80.

3) Réaumur, A. R. Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes. T. III, 2. Partie, 1738, mém. XI, p. 110.

4) Mordwilko, A. Zur Biologie der Blattläuse der Unterfamilien *Aphididae* und *Pemphigidae* (Russisch). Warschau 1896, pp. 105, 139.

ebenfalls auf Kosten der Blattläuse leben und zwar oft nur von diesen, wie z. B. einige kleine Schlupfwespen u. a. m. Im vorliegenden Fall interessieren uns jedoch im wesentlichen nur die früher erwähnten Feinde der Blattläuse, von welchen letztere in ganz besonders beträchtlicher Menge vertilgt werden, und gegen welche die Blattläuse demnach ganz besonders des Schutzes bedürfen, mag dieser Schutz nun durch Eigentümlichkeiten der Organisation und durch ihre Gewohnheiten geboten werden, oder durch etwas anderes. Es erweist sich nun, dass die Ameisen den Blattläusen einen ganz hervorragenden Schutz gegen Feinde gewähren, vor allem natürlich die kriegerischen und fleischfressenden Ameisenarten. Diese letzteren greifen andere Insekten an und töten dieselben nach Möglichkeit, während sie den Blattläusen selbst, von welchen sie ihre Nahrung beziehen, nicht den geringsten Schaden zufügen. In Nadelwäldern trifft man an Trieben und Stämmen von Kiefern häufig *Lachnus*-Arten, bald zu Kolonien vereinigt, bald fast vereinzelt an, welche eifrig von Ameisen, namentlich von *Formica rufa* besucht werden; es erweist sich nun, dass diese Blattläuse fast gar keinen Angriffen durch Feinde ausgesetzt sind. Ende Juli beobachtete ich in einem Kiefernwald in der Umgebung von Warschau auf Eichenzweigen ansehnliche Kolonien der großen, rasch laufenden Blattlaus *Dryobius roboris* L., welche eifrig von Ameisen der Art *Formica rufa* besucht wurden. Unter den Blattläusen fand ich keinen einzigen Feind. Von Interesse war das Gebahren der Ameisen auf den Zweigen. Bereits bei der geringsten Beunruhigung derselben bogen sie ihren Hinterleib in der Richtung nach dem vermutlichen Feinde und spritzten Tropfen von Ameisensäure aus, welche, indem sie Gesicht und Hände des Beobachters trafen, eine ziemlich unangenehme Empfindung hervorriefen. An einem Orte beobachtete ich die glänzend-schwarzen *Lasius fuliginosus*, welche mehrere Arten von Blattläusen besuchten, und zwar *Lachnus taeniatoides mihi* auf den Trieben einer Kiefer, *Myrus cerasi* Fabr. unter den Blättern der Kirsche, *Aphis frangulae* Koch und einige andere Arten; alle diese Blattläuse waren frei von Feinden, während *Myrus cerasi*, *Aphis frangulae* und andere Arten gewöhnlich stark von diesen letzteren zu leiden haben.

In jenen Fällen, wo die Ameisen um die von ihnen besuchten Blattläuse aus Erde gefertigte und andere Bauten (gedeckte Gänge und Hütten) errichten, und auf diese Weise die Blattläuse von der Außenwelt abschließen, schützen sie dieselben schon dadurch vor deren verschiedenen Feinden, und zwar sowohl vor räuberischen Insekten als auch vor Parasiten. *Lasius brunneus* bringt den von ihm kultivierten Blattläusen der Gattung *Stomachis* sogar einen größeren Nutzen als *Formica rufa* oder *Lasius fuliginosus* den von ihnen besuchten Blattläusen — obgleich letztere Ameisenarten

fleischfressend und kriegerisch sind, *L. brunneus* dagegen eine ängstliche und ruhige Art darstellt, welche so schwach ist, dass sie im Kampf mit dem braunen *Lasius niger* sofort den Kürzeren zieht: *Lasius brunneus* isoliert nämlich die von ihm kultivierten Blattläuse fast gänzlich von der Außenwelt.

Allein die unkriegerischen Ameisenarten, welche Blattläuse an offenen Stellen besuchen, wie z. B. *Formica fusca*, *Lasius alienus* und selbst der mehr oder weniger tapfere *Lasius niger* bringen den Blattläusen verhältnismäßig wenig Nutzen durch den Schutz dieser letzteren vor Feinden, indem sie solchen wenig oder fast gar keine Beachtung schenken. So fand ich häufig Blattläuse der Arten *Aphis sambuci* L., *evonymi*, *papaveris* Fabr. (*papaveris* oder *rumicis* L.[1]) auf Kräutern), welche von *Lasius niger* aufgesucht wurden und dennoch der Vertilgung durch Larven von Syrphiden und Marienkäferchen, sowie durch die Käfer dieser Art anheimfielen. Nach den Beobachtungen von Büsgen nimmt jedoch auch *L. niger* den Kampf mit den Larven von Syrphiden und *Chrysopa* auf.

An den Wurzeln der Pflanzen sind die Blattläuse fast gänzlich von den Angriffen seitens ihrer Feinde — mögen es nun räuberische Insekten oder Parasiten sein — verschont. Von welcher Art ist nun wohl der Nutzen, welchen die Wurzelläuse von den sie besuchenden Ameisen ziehen? Diesen Läusen können die Ameisen schon aus dem Grunde nützlich sein, weil sie die Blattläuse von ihren Exkrementen befreien, welche andernfalls (infolge ihrer Klebrigkeit) sowohl die Blattläuse selbst, wie auch deren Behausungen verunreinigen könnten. Allein einen bedeutend größeren Nutzen bringen die Ameisen den Blattläusen dadurch, dass sie für diese letzteren neue Wurzelteile und unterirdische Pflanzenteile überhaupt, an welchen dieselben saugen, von Erde reinigen und bloßlegen und sogar die Blattläuse nach neuen für das Saugen geeigneten Plätzen hinüber transportieren. Wir haben bereits oben gesehen, wie die Ameisen *Lasius umbratus* und *flavus* in Reagenzgläsern Gänge um Pflanzenteile anlegen und wie sie die Blattläuse in die Erde schleppen, wenn man eine von Blattläusen bewohnte Pflanzenwurzel aus dem Boden zieht. Augenscheinlich sind die Ameisen dazu befähigt, das Gleiche auch im Freien unter natürlichen Lebensbedingungen auszuführen. Wahrscheinlich schließen die Ameisen bei dem Überwintern der Wurzelläuse diese letzteren in besser vor ungünstigen äußeren Bedingungen geschützte Orte in der Erde ein, zum Teil vielleicht sogar in ihre eigenen Behausungen.

1) Es ist von mir festgestellt worden, dass *A. evonymi* von dem Spindelbaum auf Kräuter (*Papaver*, *Vicia faba*, *Rumex*, *Rhoeum*, *Lappa* u. s. w.) migriert, auf welchen sie unter dem Namen *A. papaveris* Fbr und *rumicis* L. bekannt war. Zur Biologie und Morphologie der Blattläuse. (Russisch.) T. I, 1897, pp. 19—24; T. II, 1901, pp. 56—57.

Diejenigen Ameisen (*Lasius flavus*), welche die Eier von Blattläusen in ihre unterirdischen Behausungen einsammeln und ihnen hier Pflege angedeihen lassen, erweisen den betreffenden Blattlausarten einen ganz bedeutenden Nutzen, indem die Eier der Blattläuse im Freien vielen ungünstigen Bedingungen ausgesetzt sind, namentlich vor dem Beginn des Winters und nach Verlauf dieses letzteren; bei dem Beginn des Frühjahrs ist dies auch in bezug auf die aus den Eiern ausgeschlüpften Larven der Begründerinnen von neuen Blattlauskolonien der Fall.

Im Zusammenhang mit dem Umstand, dass verschiedene an freiliegenden Pflanzenteilen von Ameisen besuchte Blattlausarten schon durch diesen Besuch allein vor Überfällen verschiedener räuberischer Feinde geschützt sind, können wir uns auch jene Eigentümlichkeit dieser Blattläuse erklären, die in dem Fehlen gewisser Schutzmittel des Organismus, sowie in den Lebensgewohnheiten besteht, welche umgekehrt bei den von Ameisen nicht besuchten Arten vorhanden sind. Als ein spezielles Organ gegen Überfälle von räuberischen Feinden dienen bei vielen Blattläusen die sogen. Dorsalröhrchen (Fig. 2), welche früher irrtümlicherweise als Saftröhren aufgefasst und auch so bezeichnet wurden, in Wirklichkeit aber nicht einen süßen, von den Ameisen benützten Saft ausscheiden, sondern runde Kügelchen einer besonderen wachsähnlichen Substanz. Diese letztere ist bei dem Austritt aus den Röhrchen flüssig, erstarrt aber an der Luft sehr rasch[1]). Es ist klar, dass, wenn die Blattlaus einem ihrer Feinde mit dieser Ausscheidung die Kiefern oder den vorderen Teil des Kopfes einschmiert, sie diesem damit eine große Unbequemlichkeit verursacht, indem diese Ausscheidung rasch auf den Kiefern oder auf dem Kopf des sie überfallenden Feindes trocknet; dieser letztere wird nun gezwungen sein, sich auf irgend welche Weise von der Substanz zu befreien, wozu wiederum eine gewisse Zeit erforderlich ist. Dazu kommt, dass die langen Röhrchen der Blattläuse mehr oder weniger beweglich sind, was in direktem Zusammenhang mit der erwähnten Funktion steht. Diese Röhrchen sind besonders stark bei denjenigen Blattläusen entwickelt, welche nicht von Ameisen besucht werden und auch auf keine andere Weise vor den Überfällen ihrer Feinde geschützt sind, wie z. B. bei den Gattungen *Siphonophora* (Fig. 2 u. 2a), *Rhopalosiphum* u. a. m. Bei denjenigen Blattläusen dagegen, welche von Ameisen besucht werden und vor allem bei denjenigen Arten, welche diesen Besuch in besonders starkem Maße erhalten, sind die dorsalen Röhrchen verhältnismäßig schwach entwickelt.

Außer den mit mehr oder weniger gut entwickelten Röhrchen

1) Büsgen, M. (1891); Mordwilko, A. (1894—95).

versehenen Blattläusen gibt es auch noch solche Gattungen und Arten, bei welchen diese Röhrchen nur sehr schwach entwickelt oder aber durch Höckerchen, ja sogar durch einfache Öffnungen an Stelle der nicht zur Entwickelung gelangten Höckerchen ersetzt sind (Fig. 1 u. 3). Endlich gibt es Gattungen und Arten von Blattläusen, bei welchen jegliche den Röhrchen entsprechenden Gebilde gänzlich fehlen. Viele solcher Blattläuse werden von Ameisen besucht, andere wiederum nicht. Wenn nun aber die Dorsalröhrchen bei einigen Gattungen und Arten von Blattläusen verhältnismäßig stark entwickelt sind, indem sie ein Organ darstellen, welches diesen letzteren Schutz gegen räuberische Feinde gewährt, so drängt sich die Frage auf, warum denn solche Röhrchen nicht auch bei anderen Gattungen und Arten von Blattläusen zur Entwickelung gelangt sind, welche den Röhrchen entsprechende Höckerchen besitzen und im Falle des Nichtbesuchtwerdens von Ameisen ebenfalls von seiten räuberischer Feinde bedroht erscheinen könnten?

Vor allem muss hierbei berücksichtigt werden, dass den Überfällen von Feinden namentlich diejenigen Blattläuse ausgesetzt sind. welche dicht aneinandergedrängt, d. h. in großen Kolonien leben. indem nur solche Blattläuse den wenig beweglichen fußlosen Syrphidenlarven und sogar den zwar mit Füßen versehenen, aber immerhin (weil ungeflügelt) zu rascherer Bewegung unfähigen Larven von Coccinelliden und *Chrysopa* genügende Nahrung verschaffen können. Aus diesem Grunde bedurften die gedrängt lebenden Blattläuse ganz besonderer spezieller Schutzorgane gegen Angriffe durch räuberische Feinde, und deshalb eben sind bei vielen gedrängt lebenden Blattläusen (*Siphonophora*, *Rhopalosiphum* und anderen Gattungen) die Dorsalröhrchen stark entwickelt. Außerdem zeichnen sich viele derartige Blattläuse durch die Befähigung aus, sich leicht zur Erde fallen zu lassen, andere durch die Fähigkeit, ziemlich rasch zu laufen[1]); hierzu kommt bisweilen noch, wie bei *Drepanosiphum*, *Callipteroides* u. a., eine größere Beweglichkeit und leichterer Flug.

Viele der mit Höckerchen statt Röhrchen versehenen Blattläuse leben einzeln — und sind schon aus diesem Grunde den Überfällen durch ihre Feinde weniger ausgesetzt (viele *Callipterus*-Arten, alle *Drepanosiphum*-Arten, einige Arten der Gattungen *Chaitophorus*, *Rhopalosiphum* u. a. m.); andere Blattläuse dagegen leben in mehr oder weniger dicht abgeschlossenen Behausungen, so z. B. in verschiedenartigen Gallen, wo sie ebenfalls für ihre Feinde fast unzugänglich sind; einige Arten endlich finden Schutz vor ihren Feinden

1) Die Mittel und Wege, womit die Blattläuse sich gegen ihre verschiedenartigen Feinde schützen, sind von mir in ausführlicher Weise in meiner Arbeit „Zur Biologie und Morphologie der Blattläuse" (Russisch). T. II, 1901, pp. 398—461 (Sep.) und speziell 438—452 behandelt worden.

durch besonderen Körperbau, welcher bisweilen von geringer Körpergröße begleitet wird (so z. B. die Sommerlarven von *Chaitophorus testudinatus* und *aceris* unter und auf den Blättern der Ahornarten), durch sehr geringe Größe der Individuen gewisser Generationen (die Geschlechtsindividuen der Pemphigidae auf der Rinde verschiedener Baumarten), durch übereinstimmende Körperfärbung mit der Färbung der bewohnten Oberfläche u. s. w. In Anbetracht dessen, dass viele der hier angeführten Blattlausarten bei ihrer verhältnismäßig geringen Körpergröße vereinzelt leben, erweisen sie sich für die Ameisen als ebenso minderwertig, wie auch für die Feinde der Blattläuse, indem sie denselben nicht eine genügende Menge von Nahrung bieten können, obgleich ihre Exkremente den Ameisen von mehr oder weniger bedeutender Annehmlichkeit sein würden. Gänzlich unzugänglich sind den Ameisen die in Gallen lebenden Blattläuse. Die in offenen Kolonien wohnenden Blattläuse dagegen werden größtenteils in stärkerem oder geringerem Maße von Ameisen besucht, so z. B. *Vacuna betulae* Kalt., verschiedene Arten der Gattungen *Chaitophorus*, *Cladobius*, *Callipterus* u. a. m., und sind dank den Ameisen in genügender Weise vor Angriffen räuberischer Feinde geschützt. Einige große, mit Höckerchen statt der Röhrchen versehene Blattläuse leben zwar fast vereinzelt, wie z. B. *Lachnus pineus mihi* (Fig. 1) u. a. m., werden aber doch durch Ameisen besucht, was sich natürlich dadurch erklären lässt, dass bei diesen Blattläusen auch einzelne Individuen den Appetit der Ameisen in genügender Weise stillen können. Abgesehen von den Ameisen bietet diesen Blattläusen auch ihre rasche Fortbewegungsweise Schutz vor Angreifern.

Es muss jedoch die Tatsache hervorgehoben werden, dass gewisse mit wachsabscheidenden Höckerchen ausgerüstete oder solcher gänzlich entbehrende Blattlausarten (welche demnach eines der Mittel der Verteidigung gegen Feinde beraubt sind), zwar in offenen Kolonien leben, aber nicht von Ameisen besucht werden. Hierher gehören z. B. *Phyllapis fagi*, *Lachnus pineti*, *Pemphigus nidificus* und *xylostei*, *Schizoneura lanigera* u. a. m. Obgleich diese Blattläuse eine reichliche Wachswolle oder Staub ausscheiden, so dass der Nichtbesuch durch Ameisen in dieser Hinsicht bis zu einem gewissen Grade erklärlich ist, so erscheint es doch unbegreiflich, dass diese Blattläuse — als in Kolonien lebend und daher den Angriffen räuberischer Feinde ausgesetzt — dennoch nicht die Fähigkeit erworben haben, Ameisen anzulocken. Man wird annehmen müssen, dass diese Blattläuse auf irgend welche besondere Weise gegen beträchtliche Vernichtung durch Feinde geschützt sind. Sollte es nicht die reichliche Wachswolle sein, welche hierbei eine Rolle spielt? Es ist bekannt, dass im allgemeinen die am stärksten mit Wachs bedeckten Arten den Angriffen von Feinden

am wenigsten ausgesetzt sind. Vielleicht spielen hier aber auch noch irgend welche bisher unbekannte Gründe eine Rolle. Um solche andere Ursachen zu illustrieren, halte ich es für nötig, auf eine meiner Beobachtungen an Ohrwürmern hinzuweisen: während diese Ohrwürmer von Wachswolle bedeckte *Pemphigus spirothecae* Pass. gierig aufzehrten, ließen sie Individuen von *Trama radicis*, welche ich ihnen ebenfalls anbot, fast gänzlich unbeachtet.

Außer den räuberischen Insekten besitzen die Blattläuse noch Feinde aus der Zahl der Parasiten; insbesondere haben sie von kleinen Schlupfwespen zu leiden, welche ihre Eier in den Körper der Blattläuse ablegen. Allein gegen diese Feinde können die Ameisen den Blattläusen keinen Schutz gewähren; aus diesem Grunde weisen die von Ameisen besuchten wie auch die von ihnen nicht besuchten Blattläuse gewisse gemeinsame Eigentümlichkeiten im Bau und in den Lebensgewohnheiten auf, welche ihnen Schutz vor den Schlupfwespen gewähren.

Wir wissen nunmehr, welch wirksamer Schutz gegen Feinde den Blattläusen von den sie besuchenden Ameisen gewährt wird und zwar besonders von den kriegerischen und sarkophagen Arten dieser letzteren. Wenn dem aber so ist, dann muss die Frage aufgeworfen werden, warum sich die Fähigkeit, Ameisen heranzulocken, nicht bei allen Blattläusen und nicht einmal bei allen koloniebildenden und offenlebenden Arten derselben, herausgebildet hat, während sich bei den Gattungen *Siphonophora*, *Rhopalosiphum*, *Hyalopterus*, sowie einigen anderen — in Gestalt eines langen Fortsatzes (sogen. Schwänzchen) am Hinterleibsende (Fig. 2) — sogar eine Eigentümlichkeit des Baues entwickelt hat, welche gleichsam ausschließlich darauf gerichtet ist, den Ameisen das Ablecken der Exkrementtröpfchen dieser Blattläuse unmöglich zu machen?

Wahrscheinlich spielte bei den ersten Entwickelungsvorgängen in den gegenseitigen Beziehungen der Ameisen und Blattläuse die Qualität und der Charakter der Exkremente verschiedener Blattläuse eine gewisse Rolle[1]). Sind die Exkremente der Blattläuse mehr oder weniger verlockend für die Ameisen, so dass die Blattläuse imstande waren, starke und fleischfressende Ameisen anzulocken, so wird es für sie außerordentlich vorteilhaft, sich einen beständigen und eifrigen Besuch solcher Ameisen zu sichern; so haben sich denn schließlich als Ergebnis der natürlichen Auslese, d. h. des Überlebens der den gegebenen Umständen am besten angepassten Individuen oder Tierformen, bei einigen Blattläusen

1) Dafür, dass die Zusammensetzung der Exkremente bei den verschiedenen Blattläusen eine verschiedene ist, spricht nach Büsgen schon der Umstand, dass die Exkremente der einen Blattlausarten das Material zur Entwickelung von „Rustaupilzen“ abgeben, die Exkremente anderer Arten dagegen fast gar nicht (Büsgen, M., 1891, p. 80).

Eigentümlichkeiten des Baus und der Lebensgewohnheiten herausgearbeitet, welche fast ausschließlich auf einen Besuch dieser Formen durch Ameisen berechnet sind. Wenn dagegen die Exkremente der Blattläuse nicht besonders verlockend für die Ameisen erschienen, so waren sie natürlich nicht dazu angetan, diese letzteren stark anzulocken und werden daher von den stärkeren und tapferen Ameisen weniger starken und ruhigeren Arten, wie z. B. *Formica fusca*, *Lasius alienus* und sogar *L. niger* überlassen. Wir haben aber gesehen, dass nur der Besuch von Ameisen der ersteren Kategorie den Blattläusen einen wirklichen Schutz gegen räuberische Feinde gewährt, während schwächere und weniger energische Ameisen, zumal wenn sie es nicht verstehen, die Blattläuse zu isolieren, diesen letzteren in dieser Hinsicht nicht von Nutzen sind.

Es konnte sich infolgedessen herausstellen, dass es für einige Blattlausformen von Vorteil war, den Besuch durch Ameisen gänzlich zu beseitigen; ich bin geneigt anzunehmen, dass z. B. der lange schwanzförmige Fortsatz bei der Gattung *Siphonophora* (Fig. 2), den meisten *Rhopalosiphum*-Arten und einigen anderen Formen von Blattläusen sich als ein spezieller, gegen den Besuch durch Ameisen gerichteter Apparat herausgebildet hat, indem diese letzteren den Blattläusen keinen wesentlichen Schutz durch Verteidigung gegen Angriffe von verschiedenen Feinden gewähren konnten, oder denselben sogar umgekehrt nur Schaden zufügten.

Wir können uns demnach vorstellen, dass sich die Beziehungen zwischen Ameisen und Blattläusen nach zwei Richtungen hin entwickeln konnten — sowohl in einer positiven als auch in einer negativen —, und dass die betreffende Richtung nur dadurch bestimmt wurde, ob das Zusammenleben mit den Ameisen für die Blattläuse von Vorteil war oder nicht. Und in der Tat kann man gegenwärtig, wie wir bereits gesehen haben, dreierlei Arten von Beziehungen zwischen den Ameisen und Blattläusen beobachten. Gewisse Formen der Blattläuse werden beständig von irgend einer Ameisenart besucht (*Stomachis*, *Dryobius roboris*, mehrere *Lachnus*-Arten und viele andere Blattläuse) oder leben sogar beständig mit einer Ameisenart zusammen (*Stomachis bobretzkyi mihi* mit *Lasius brunneus*, *Trama radicis* mit *L. umbratus*, *flavus* und seltener mit anderen Ameisen u. s. w.); viele Formen der Blattläuse werden im Gegenteil niemals von Ameisen besucht und endlich gibt es noch eine Gruppe von Blattläusen, welche nur mäßig oder sogar sehr wenig von Ameisen besucht werden.

Es ist noch eine weitere Frage zu entscheiden: Wie konnten die oben dargelegten Beziehungen zwischen den fleischfressenden Ameisen und den Blattläusen entstehen? Warum haben jene Ameisen die Blattläuse nicht einfach getötet und gefressen? In Erwägung des Umstandes, dass die Ameisen die Blattläuse über-

haupt in Frieden lassen, kann man annehmen, dass letztere als Nahrung durchaus nichts Verlockendes für die Ameisen haben.

Wenn dem so ist, so lässt sich die Entwickelung der oben besprochenen Beziehungen zwischen den Ameisen und Blattläusen schon verhältnismäßig leichter erklären. Und zwar kann man annehmen, dass die Ameisen, indem sie auf den Pflanzen herumkrochen und die vegetativen Säfte ableckten, welche an verschiedenen Teilen der Pflanze aus besonderen Drüsen ausgeschieden werden, auf den Blättern und Zweigen der Gewächse häufig auch auf sogen. Honigtau stoßen konnten, dessen Hauptbestandteile getrocknete Exkrementkörnchen von den Blattläusen ausmachen. Wir haben schon gesehen, dass die offen auf Blättern und Zweigen lebenden Blattläuse in Abwesenheit von Ameisen ihre Exkrementtröpfchen von sich spritzen. In der unmittelbaren Nähe der Kolonien und in der Kolonie selbst wird jedoch auch hier offenbar stets Honigtau zu finden sein. Die Ameisen konnten auf diese Weise den leckeren Honigtau[1]) beständig in der Nähe von Blattlauskolonien und mitten unter den Blattläusen antreffen; indem sie jedoch an solchen Stellen den Honigtau aufleckten, konnten sie auch auf frische, aus dem After der Blattläuse hervortretende Tröpfchen der süßen Exkremente stoßen. Gerade in dieser Weise kann und wird man sich die ursprünglichen gegenseitigen Beziehungen zwischen den Ameisen und Blattläusen vorstellen müssen.

Wenn nun bei vielen Blattläusen, und zwar bei denjenigen, welche von Ameisen besucht werden, gewisse Vorrichtungen zu finden sind, welche zweifellos dem Zweck des Zusammenlebens mit Ameisen oder der Herbeilockung dieser letzteren dienen, so wird man auch bezüglich der Ameisen das Vorhandensein entsprechender Vorrichtungen für das Zusammenleben mit den Blattläusen und für die Nutzbarmachung dieser letzteren zugeben müssen, wozu weiterhin noch verschiedene andere Eigentümlichkeiten ihrer Organisation und ihres Benehmens treten konnten. Man braucht nur die Lebensweise sowie die mit dieser im Zusammenhang stehenden Eigentümlichkeiten der Organisation und des Benehmens einiger ausschließlich auf Kosten von Blattläusen lebender Ameisen ins Auge zu fassen, um sich von der Richtigkeit einer solchen Annahme zu überzeugen. Am besten einem Leben auf Kosten von Blattläusen angepasst sind folgende Ameisen: *Lasius brunneus* und verschiedene gelbe, beständig in der Erde lebende Formen, wie *L. flavus*, *umbratus* u. a. m. Indem die Blattläuse die einzige Quelle der Enährung für diese Ameisen darstellen, so sehen wir in Übereinstimmung hiermit, dass verschiedene Eigentümlichkeiten in dem

---

1) Der Honigtau bildet ferner für verschiedene Wespen und Fliegen einen Leckerbissen, wovon ich mich auch persönlich überzeugen konnte.

Benehmen und vielleicht zum Teil sogar in der Organisation dieser letzteren Insekten sich um eine wesentliche Frage ihres Lebens drehen — das Zusammenleben mit den Blattläusen und ihre Utilisierung.

Diese Ameisen, und besonders die gelben Erdameisen und *L. brunneus* fingen an, das Tageslicht zu meiden; einige unter ihnen verloren ihre kriegerischen Neigungen und, was das Wichtigste ist, sie erwarben schließlich herausgebildete Fähigkeiten in der Pflege ihrer Blattläuse — *L. flavus* und *alieno-brunneus* auch in der Pflege von Blattlauseiern — in der Anlage von Behausungen für dieselben, in der Errichtung verschiedener Bauten in deren Nähe u. s. w.

Die Ameisen und Blattläuse erwarben demnach gewisse auf das Zusammenleben berechnete Eigentümlichkeiten des Baues und der Lebensgewohnheiten, und zwar auf gleiche Weise unter der Einwirkung der natürlichen Auslese, da dieses Zusammenleben sowohl für die eine wie auch für die andere Seite (Partei) von Vorteil war. Wenn dagegen der Besuch durch Ameisen aus irgend welchem Grunde unvorteilhaft für die Blattläuse wurde, so erwarben diese letzteren, oder verstärkten vielmehr, und zwar ebenfalls infolge der Wirkung der natürlichen Auslese, solche Eigentümlichkeiten des Baues, welche fast ausschließlich gegen den Besuch durch Ameisen gerichtet waren. Auf Grund aller dieser Betrachtungen erscheint es am allernatürlichsten, die Beziehungen zwischen Ameisen und Blattläusen in die Kategorie derjenigen Erscheinungen zu verweisen, welche de Bary und O. Hertwig als Symbiose, O. van Beneden dagegen als Mutualismus bezeichnen.

In dem allgemeinen Kreislaufe der Stoffe in der Natur sind die Lebewesen bald unmittelbar, bald mehr oder weniger mittelbar, häufig aber nur sehr entfernt durch verschiedentliche Bedingungen der gegenseitigen Abhängigkeit und Konkurrenz miteinander verbunden. Im allgemeinen kann man eine jede unter natürlichen Bedingungen in der Natur vorkommende Gruppe von Lebewesen, welche durch verschiedenartige Beziehungen miteinander verbunden sind, als ein Zusammenleben im weiteren Sinne bezeichnen, wenn dem eigentlichen Charakter dieser Beziehungen keine Beachtung geschenkt wird.

Allein die Beziehungen zwischen Lebewesen können auf Konkurrenz beruhen, wenn die Lebewesen gleiche oder im allgemeinen übereinstimmende Anforderungen an die Existenzmittel und Lebensbedingungen stellen, oder sie beruhen auf Abhängigkeit, bedingt durch die Verschiedenheit der Anforderungen an das Leben bei den einzelnen Lebewesen. Aus der großen Gruppe des Zusammenlebens kann man diejenige Gruppe von Zusammenleben in eine speziellere Gruppe ausscheiden, welche ausschließlich auf der Verschiedenheit in den Lebensanforderungen begründet ist; solches

Zusammenleben kann man als Zusammenleben im engeren Sinne oder als Symbiose bezeichnen, während wir für das Zusammenleben von Konkurrenten den Ausdruck Genossenschaftsleben vorschlagen möchten. Haben wir dabei nur die jeweiligen zwei unmittelbar abhängigen Parteien im Auge, so können wir von paarweiser Symbiose sprechen. Aus den paarweisen Symbiosen sind jedoch die Beziehungen zwischen den Raubtieren und ihren Opfern auszuschließen, weil erstere gar kein Interesse an dem Wohlbefinden ihrer Opfer haben, während in allen übrigen Fällen von Symbiose die zusammenlebenden Parteien an dem gegenseitigen Wohlergehen interessiert sind, oder doch wenigstens der einen derselben an dem Wohlergehen der anderen liegt. Auf Grund dieser Betrachtungen kann der Begriff der Symbiose durch zwei Momente bestimmt werden: a) die gegenseitige oder einseitige Abhängigkeit der zusammenlebenden Parteien, und b) das gegenseitige oder einseitige Interesse an dem Wohlergehen derselben.

Eine genauere Klassifikation der verschiedenen Arten von Symbiose bei Lebewesen wurde erstmals von P. van Beneden[1]) festgestellt. Dieser Autor unterscheidet drei Formen von Symbiose: den Mutualismus, begründet auf gegenseitigem Austausch nützlicher Dienste[2]); den Kommensalismus, wo die am Zusammenleben interessierte Partei, der Kommensalist, aus dem Nahrungsüberfluss und den Nahrungsüberresten des Wirtes Nutzen zieht[3]), bisweilen aber auch aus den Zerfallsprodukten, dabei häufig auch noch aus der Wohnung oder Behausung, bisweilen aber nur aus der Behausung des Wirts (Einwohner); endlich c) den Parasitismus, wobei die eine Partei, der Parasit, berufsmäßig auf Kosten seines Nachbars lebt, und ihr ganzes Streben darin besteht, denselben haushälterisch auszubeuten, ohne sein Leben in Gefahr zu bringen. „Es ist ein Armer, welcher der Hilfe bedarf, um nicht auf offener Straße zu sterben, der aber den Grundsatz befolgt, die Henne nicht zu töten, um die Eier zu haben[4])“. Die Unterschiede zwischen dem Parasitismus bezw. dem Kommensalismus und der Räuberei sind nach van Beneden folgende: „Wie man sieht, unterscheidet er (der Parasit) sich wesentlich von dem Kommensalisten, der ein-

1) Die Schmarotzer des Tierreichs. Leipzig 1876.

2) De Bary (1866) und O. Hertwig gebrauchen für diesen Begriff den Ausdruck Symbiose, worin ihnen viele andere nachgefolgt sind. O. Hertwig, Die Symbiose oder die Genossenschaften im Tierreich. Jena 1883.

3) Häufig werden die Kommensalisten unrichtig als Parasiten bezeichnet, und zwar wenn dieselben einen großen Teil der Nahrung des Wirts, oder fast dessen ganze Nahrung verzehren, wodurch sie diesen letzteren dem Untergang weihen. Hierzu gehören z. B. die Kuckucksbienen und Wespen (Inquilini) unter den Hymenopteren, zum Teil auch gewisse Käfer, z. B. einige Cantharidae und Fliegen, wie z. B. *Miltogramma*, endlich auch der gewöhnliche Kuckuck.

4) van Beneden, Die Schmarotzer, p. 94.

fach ein Tischgenosse ist. Das Raubtier tötet seine Beute, um sie zu fressen; der Schmarotzer tötet sie nicht, er nutzt vielmehr alle Vorteile aus, deren der Wirt, dem er sich anheftet, sich erfreut[1]).“ Einige Parasiten genießen ausschließlich die Nahrung des Wirts, andere benützen außerdem auch noch dessen Wohnung[2]).

Obgleich nun auch in der Natur keine scharfen Grenzen zwischen diesen drei Gruppen von Erscheinungen gezogen werden können, so wird doch der Charakter der gegenseitigen Beziehungen bei den Lebewesen durch die van Beneden'sche Einteilung sehr gut ausgedrückt, wenn auch in gewissen Fällen der Mutualismus, Kommensalismus und Parasitismus nur einzelne Momente irgend welcher gegebener Symbiosen der Lebewesen darstellen mögen, z. B. wenn irgendein Symbiont die Elemente des Kommensalismus und Parasitismus in sich enthält.

Es versteht sich von selbst, dass eine jede allgemeine Kategorie von Beziehungen zwischen Lebewesen in speziellere Kategorien zerlegt werden kann, für welche besondere spezielle Bezeichnungen am Platze sein werden. So wird das Zusammenleben der Pilze mit den Algen in den Flechten — von Warming nicht als Mutualismus, sondern als Helotismus bezeichnet; hier ist seiner Ansicht nach „die Gegenseitigkeit nicht gleich groß, denn der Pilz muss sich mit der Alge verbinden, um sich zu seiner vollkommensten Form entwickeln zu können, aber die Alge braucht den Pilz keineswegs und zieht es sicher vor, frei, von ihm geschieden, zu leben“; in diesem Fall liegen die Dinge folgendermaßen: „Die Alge ist in dem Pilze offenbar in Sklaverei, und dieser ist eine Art Parasit, der von gewöhnlichen Parasiten namentlich dadurch abweicht, dass er den Wirt in seinem Körper aufnimmt und dass er selbst für einen Teil der im Haushalte des Wirtes verbrauchten Nahrung sorgt[3]).“

Ohne auf die wahre Natur der Beziehungen zwischen den

---

1) van Beneden, P. J. Die Schmarotzer, p. 94.

2) Indem ich das Zusammentreffen zweier Momente: a) der Art der Speise und b) das Interesse an dem Wohlergehen der Wirte als charakteristisch für die Parasiten erachte, halte ich es für möglich, nachfolgende Definition des Parasitismus zu geben: „Als Parasiten erscheinen alle jene abhängigen Symbionten, welche sich auf Kosten der Blutflüssigkeit des Wirts, verschiedener lebender Gewebe desselben, der Produkte seiner verschiedenen Organe, welche dem Wirte selbst von Nutzen sind, oder endlich auf Kosten der von dem Wirt durch die Tätigkeit seiner verdauenden Organe aus der Nahrung für seine eigenen Zwecke produzierten Nutzsäfte ernähren und dabei ihr ganzes Leben hindurch oder doch wenigstens während eines mehr oder weniger beträchtlichen Abschnitts desselben an dem Leben und dem Wohlergehen ihrer Wirte interessiert sind.“ Bei dieser Definition kann der Parasitismus leicht von dem Kommensalismus (nach der Art der Nahrung) und von einigen Formen des Raubtierwesens (auf Grund der Beziehungen zu den Wirten) unterschieden werden.

3) Warming, E. von. Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. Berlin 1896, pp. 98—99.

Algen und Pilzen in den Flechten einzugehen, muss man zugeben, dass der Helotismus Warming's einigermaßen an die Erscheinungen der Domestizierung von Tieren und die Kultivierung von Pflanzen durch den Menschen erinnert. Bei der Domestizierung resp. Kultivierung genießen zwar auch die Tiere oder Pflanzen gewisse Vorteile, allein hier geht die eine der zusammenlebenden Parteien, der Mensch, aktiv und gewaltsam dieses Zusammenleben ein, die andere Partei dagegen durchaus nur passiv. Besonders tritt hier aber der Umstand hervor, dass der Mensch in bezug auf die domestizierten Tiere und kultivierten Pflanzen bewusst oder unbewusst eine künstliche Auslese angewandt hat und noch anwendet; dabei konnte allerdings auch der Mensch, soweit ein solches Zusammenleben ihm Vorteile im Kampf ums Dasein bot, sich verändern, indem er sich einem derartigen Zusammenleben anpasste. In dem Helotismus von Warming dagegen kann von einer künstlichen Auslese gar nicht die Rede sein.

In derselben Hinsicht, d. h. in dem Fehlen der Elemente der künstlichen Auslese, unterscheidet sich auch das Zusammenleben der Ameisen und Blattläuse von der Domestikation. R. Hertwig drückt sich in seinem Lehrbuch der Zoologie über die Beziehungen zwischen den Ameisen und myrmekophilen Blattläusen und Ameisen anderer Arten in folgender Weise aus: „Solche Fälle Zusammenlebens entsprechen aber vielmehr der Haustierzucht oder Sklaverei, wie sie von Menschen betrieben werden.

Die Ameisen halten die Blattläuse, um die süßen Säfte zu lecken, welche in ihren Fäkalien enthalten sind . . . Das Verhältnis beruht somit nicht auf Gleichberechtigung, indem das eine Tier, in dem vorliegenden Beispiele die Ameise, das Zusammenleben veranlasst, das andere Tier passiv in dasselbe hineingerät[1]).“

Die hier angeführte Charakteristik bezieht sich jedenfalls nicht auf die Blattläuse, indem die Ameisen und Blattläuse, wie wir gesehen haben, in gleichem Maße an dem Zusammenleben miteinander interessiert sind und sich gegenseitig an dieses Zusammenleben angepasst haben, wobei von irgendwelchem Züchten der Blattläuse durch die Ameisen gar nicht die Rede sein kann.

In die Kategorie der Domestikation gehört schon eher, wenn auch natürlich nicht vollständig, jene Erscheinung der Sklaverei, welche, wie Wheeler[2]) und Wasmann[3]) nicht ohne Grund annehmen, bei den Ameisen aus zufälligen Gesellschaften zwischen

1) Hertwig, R. Lehrbuch der Zoologie. 3. Aufl. Jena 1895, pp. 138—139.

2) Wheeler, W. M. Social Parasitism among Ants. Americ. Mus. Journ. Vol. VII, Nr. 4, 1904 — A new Type of Social Parasitism among Ants. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. Vol. XX, 1904, pp. 347—375 (Zitat nach Escherich's Referat im Zool. Cbl., Bd. XII, 1905, Nr. 1/2, pp. 46—48). Biol. Cbl. 1905. 637.

3) Wasmann, E. Über die Entstehung der Sklaverei bei den Ameisen. Biol. Centralbl. 1905. 117 u. s. w. 647.

befruchteten Ameisenweibchen und Arbeiterinnen ihnen nahe oder mehr oder weniger ferne stehender Formen entstanden sind. In diesem Zusammenleben unterliegen jedoch nur die Ameisensklavenhalter adaptiven Veränderungen, was auch ganz begreiflich ist, indem die Sklaven durch unfruchtbare Arbeiterindividuen (sogen. neutra) repräsentiert sind. (Vielleicht wären die Ameisen auch imstande, unbewusst besondere Arten von Sklaven hervorzubringen, wenn sie die aus Nestern anderer Arten geraubten Larven und Puppen von Geschlechtstieren bis zum Stadium der Imago aufziehen und hierauf auch deren Nachkommenschaft utilisieren würden.)

In den Gesellschaften der Ameisen und Termiten leben verschiedene Tiere, namentlich aus der Klasse der Insekten, welche von Wasmann[1]) unter der allgemeinen Benennung als Myrmekophile und Termitophile zusammengefasst worden sind, wobei dieser Autor diejenigen Miteinwohner als Symphile ausscheidet, in bezug auf welche die Ameisen resp. die Termiten einen gewissen Grad von Pflege oder gastfreundlichen Verhaltens an den Tag legen. Im Gegensatz zu Wasmann beschränken Janet und nach ihm auch Escherich den Begriff der Myrmekophilie resp. der Termitophilie auf nur diejenigen Tiere, „die aus eigener Initiative die Ameisengesellschaft aufsuchen, um bei ihnen zu leben“; dagegen schließen sie alle diejenigen davon aus, welche ihrer Sekrete oder Exkremente halber von den Ameisen aufgesucht (Aphiden, Lycaeniden-Raupen) oder als Larven oder Puppen in die Kolonie eingeschleppt und zu späterer Dienstleistung herangezogen werden (Sklaven)[2]).“

Was die Ameisen und Termiten betrifft, so stellt die Sorgfalt, welche sie ihren Gästen und sogar deren Brut gegenüber an den Tag legen, zweifellos eine Ausbreitung der geselligen und mütterlichen Instinkte auf ihnen fremde Tierformen dar. Namentlich erblickte Wasmann (1897) in der Symphilie zuerst einfach eine Erscheinung der Adoptierung, d. h. eine Ausbreitung des Instinkts der Brutpflege auf andere Wesen, als wäre dies die eigene Brut, und verglich die Symphilie mit dem Brutparasitismus des Kuckucks. Späterhin jedoch (1897) begann Wasmann die Symphilie als einen speziellen Instinkt anzusehen, welcher in der Weise aus dem Brutpflegeinstinkt hervorgegangen ist, dass dieser letztere in bezug auf Gäste eine besondere Richtung einschlug und sich zu dem speziellen Instinkt der Symphilie oder sogar zu verschiedenartigen symphilen Instinkten differenzierte; da sich nun aber häufig die symphilen Tiere als die schlimmsten Feinde ihrer Wirte erwiesen, indem sie

1) Wasmann, E. Die Myrmekophilen und Termitophilen. Compte rendu des séances du 3. Congrès internat. de Zoologie. Leyde 1896, pp. 410—440.

2) Escherich, K. Über myrmekophile Arthropoden, mit besonderer Berücksichtigung der Biologie. Zool. Centralbl. Bd. 6, 1899, p. 3.

deren Eier und Brut auffressen, so soll der Instinkt der Symphilie nach Wasmann der natürlichen Auslese widersprechen. Noch später hat Wasmann[1]) seine Auffassung einigermaßen modifiziert. Indem er nunmehr die Wirkung der natürlichen Auslese bei der Erklärung der Entstehung verschiedener Anpassungen zum Zusammenleben mit den Ameisen und Termiten, und zwar namentlich bei den indifferenten und räuberischen Gästen, zulässt, will Wasmann trotzdem diese Einwirkung in bezug auf die Symphilen eingeschränkt wissen. Er vermutet nämlich, dass bezüglich der Symphilen eine besondere Form der Auslese wirksam ist, welche er als Amikalselektion bezeichnet. „Sie beruht auf dem Adoptionsinstinkt der betreffenden Wirte. Indem die Ameisen (Termiten) die ihnen angenehmeren, bequemer zu transportierenden und aus ihren Exudatsorganen ein reichlicheres Fettsekret absondernden Gäste bevorzugten, ihnen eine sorgfältigere Pflege angedeihen ließen und diese Pflege sogar manchmal auf die Brut der Gäste ausdehnten, züchteten sie dieselben im Laufe der Zeit zu einer immer höheren Vervollkommnung und einer mannigfaltigeren Differenzierung jener Anpassungscharaktere heran, welche mit der Symphilie direkt in Verbindung stehen[2]).“ Da die Symphilen von den Ameisen resp. Termiten ohne irgendwelche Beziehung auf den Nutzen oder Schaden, welchen erstere ihren Wirten zufügen konnten, ausgesucht wurden, so musste die Amikalselektion offenbar häufig der natürlichen Auslese entgegenwirken, indem „die Ameisen in manchen ihrer echten Gäste (besonders aus den Gattungen *Lomechusa* und *Atemeles*) ihre größten Feinde gezüchtet haben und noch gegenwärtig züchten“ (p. 740). Zu Symphilen konnten nach Wasmann die Parasiten und Feinde der Ameisen (Termiten) werden, während umgekehrt der Parasitismus selbst aus der Symphilie entstehen konnte[3]).

Im Gegensatz zu Wasmann hält Escherich (1899) mit vollem Recht die Annahme eines besonderen Instinkts der Symphilie für überflüssig und unrichtig. Nach Escherich „spielen die Ameisen bei der Symphilie nur eine passive Rolle, indem ihr Brutpflegeinstinkt durch die Gäste (sei es durch Nachahmung der Gestalt oder des Benehmens, sei es durch angenehme Sekrete) reflektorisch ausgelöst wird. Die Gäste haben sich dem Brutpflegeinstinkt angepasst, indem sie sich allmählich die Mittel angeeignet haben, den Pflegetrieb der Ameisen zu reizen und auszulösen. Letzterer ist jedoch unverändert geblieben und hat sich keineswegs etwa durch „Weiterentwickelung in ganz eigenen Richtungen“ der Pflege der

1) Wasmann, E. Gibt es tatsächlich Arten, die noch heute in der Stammesentwickelung begriffen sind? Biol. Centralbl. Bd. 21, 1901, pp. 737 u. ff.
2) Wasmann, E. l. c., p. 739.
3) Wasmann, E. l. c., pp. 746—747.

Gäste besonders angepasst. Es geht dies daraus hervor, dass die Ameisen den Gästen gegenüber nur solche Pflegehandlungen anführen, die sie auch gegen ihre eigene Brut betätigen, und zwar in genau derselben Weise, was für einige „echte Gäste" (*Lomechusa*) sogar recht verhängnisvoll wird. Escherich sieht aber in der Symphilie keine gegenseitige, sondern nur eine einseitige Anpassung; und da diese nur den Gästen zum Nutzen, den Ameisen aber zum Schaden gereicht, so betrachtet er dieselbe (die Symphilie) als reinen Parasitismus, dessen Zustandekommen durch genau dieselben Faktoren bewirkt wird, wie der Brutparasitismus des Kuckucks. Auch Janet bezeichnet die Myrmekophilen als Parasiten[1]). Die verschiedenen speziellen symphilen Instinkte dagegen lassen sich von dem Gesichtspunkt Escherich's aus betrachtet, einfach dadurch erklären, dass die Gäste sich an verschiedene eigenartige elterliche Instinkte der Ameisen angepasst haben, dass z. B. nur *Atemeles emarginatus* (nicht aber *paradoxus*) imstande ist, den Pflegeinstinkt von *Formica fusca* auszulösen, ebenso wie nur *At. paradoxus* allein (nicht aber *emarginatus*) den nötigen Reiz auf *Formica rufibarbis*[2]) auszuüben vermag. „Die Symphilie ist demnach nur der Vorwand oder Deckmantel, oder kurz das Mittel, mit welchem die Symphilen ihren Zweck (gleichgültig ob Parasitismus oder Kommensalismus) am sichersten erreichen können[3])."

Diejenige Erscheinung, welche sich nach Wasmann als am meisten charakteristisch für die Symphilie erweist, ist demnach nichts wie eine der Anpassungen, durch welche das für eine der Parteien — und zwar die Gäste — vorteilhafte Zusammenleben mit der anderen Partei — den Ameisen und Termiten — sichergestellt wird. Das Eigenartige liegt hier darin, dass es vorzugsweise die Brutpflegeinstinkte und die sozialen Instinkte dieser polymorphen, gesellig lebenden Insekten waren, hinsichtlich welcher die entsprechenden Veränderungen in den Eigentümlichkeiten des Baues und der Lebensgewohnheiten bei den mit den Ameisen und Termiten zusammenlebenden Insekten eintraten. Dem Wesen nach, soweit beide Parteien, d. h. die Wirte und die sogenannten Gäste, an diesem Zusammenleben interessiert sind, haben wir es hier jedoch mit einem Mutualismus zu tun. Hierher gehören z. B. die Beziehungen zwischen *Myrmecocystus viaticus* und *Oxysoma oberthüri*[4]), bei den Ameisen und Blattläusen. Hat jedoch an dem Zusammenleben mit den Ameisen und Termiten nur die eine Partei ein Interesse, und zwar die Gäste,

1) Escherich, K. 1899, p. 17.

2) Escherich, K. Biologische Studien über algerische Termitophilen. Biol. Centralbl. Bd. 22, 1902, pp. 655—658.

3) Ibid. p. 662.

4) Escherich, K. 1902, l. c.

so werden wir entweder Kommensalismus oder Parasitismus, oder endlich eine besondere Art von Räuberei vor uns haben. Ein einfacher Kommensalist der Ameisen aus der Zahl der sogen. „echten Gäste" (oder Symphilen) ist z. B. der in Gesellschaft von *Lasius fuliginosus* lebende Käfer *Amphotis marginata*; echte Parasiten der Ameisen sind die Proctotrupiden: *Tetramopria*, welche bei *Tetramorium caespitum* lebt und ihre Eier in Ameisenlarven ablegt, und *Solenopsia imitatrix* Wasm., welche bei den gelben Zwergameisen *Solenopsis fugax*[1]) lebt. Die Mehrzahl der Symphilen von Ameisen und Termiten repräsentiert dagegen nicht den Parasiten dieser letzteren, wie sie fälschlicherweise von Escherich und Wasmann genannt werden, sondern eine besondere Art von Raubtieren, welche sich gewissermaßen zuerst des gastfreundschaftlichen Verhaltens der Wirte ihnen gegenüber versichern, um darauf deren Brut — die Eier, Larven und Puppen aufzufressen. Die Beziehungen der Gäste zu ihren Wirten möchten wir bloß in dem Fall als Parasitismus bezeichnen, wenn die Gäste, gleich den Parasiten, an dem Wohlergehen ihrer Opfer, der Wirte (Ameisen und Termiten), interessiert wären, und einer oder mehrere derselben ihre beträchtliche Entwickelung auf Kosten eines der Wirtstiere erlangen würde, wobei der Wirt gleichzeitig fortfährt, zu leben und sich zu ernähren oder zu entwickeln; in dem gegebenen Fall frisst dagegen ein jeder Käfer (oder die Larve von *Lomechusa*) die Brut seiner Wirte, gleich jedem anderen räuberischen Insekt. Man wird die Raubtiernatur der Gäste der Ameisen und Termiten mit irgendeinem entsprechenden Namen, z. B. symphile Raubtiere, belegen können, allein diese letztere werden trotzdem ihrem Wesen nach stets Raubtiere bleiben (vgl. p. 246 dieses Aufsatzes).

Die biologische Bedeutung des Silberglanzes der Fischschuppen.

(Übersetzung des Artikels erschienen in Nr. 1 vom Januar 1905 der russischen Zeitschrift „Estestwosnanije i Geografija.)[2])

Von **W. Kapelkin.**

Oft hat die Färbung der Fische die Aufmerksamkeit der Biologen auf sich gelenkt. Schon längst ist darauf hingewiesen, dass man die helle Färbung der Bauchseite der Fische als Schutzvorrichtung bezeichnen kann. Bei Betrachtung eines schwimmenden Fisches von oben aus gleicht die dunkle Färbung des Rückens in der Tat der Farbe des

1) Wasmann, E. Über die Gäste von *Tetramorium caespitum*, sowie über einige andere Myrmecophilen, 1898 (nach dem Referat von Escherich, Zool. Centralbl., Bd. 6, 1899, pp. 300—301).

2) Vortrag gehalten den 16. Sept. 1904 in der Sitzung der Moskauer Kaiserlichen Gesellschaft der Naturforscher.

dunklen Grundes oder der blaugrünen Wassertiefe, aber bei der Betrachtung von unten aus ist die helle Farbe der Bauchseite wenig bemerkbar auf dem hellen Fond des durch das Wasser leuchtenden Himmels. Entsprechend der Färbung des schlammigen oder sandigen Bodens ist auch die Rückenseite der Grundfische, wie z. B. der Rochen und der Butten, in derselben Farbe gehalten, sowie auch die Fleckenfärbung der Fische, die inmitten der Steine und Grant verweilen, welche sie ganz unbemerkbar in ihrer Umgebung machen. Die bunte, ungewöhnlich lebhafte Färbung der Fische der Korallenriffe hat ihre gelungene Erklärung in der Ähnlichkeit ihrer Färbung mit solcher der Korallen gefunden. Es ist gelungen, auch kompliziertere Fälle der Schutzfärbung und -formen des Körpers aufzuweisen, welche sich bei extraordinären Bedingungen der Lebensweise entwickeln, wie z. B. den Fischen — den Bewohnern des Sargassomeeres, deren ganzer Körper mit blattähnlichen Auswüchsen bedeckt ist, die an die Formen des Tanges erinnern, in deren Mitte diese Fische leben. In diesen und anderen weit selteneren Fällen ist das Prinzip der Schutzfärbung angewandt, aber die bei weitem charakteristischere Besonderheit in der Färbung der Fische — der allen so gut bekannte Silberglanz der Fischschuppen — ist sonderbarerweise von den Biologen ganz unberührt geblieben. Soviel mir bekannt, ist sogar kein Versuch gemacht worden, diesen Silberglanz vom Standpunkte der Nützlichkeit und des Vorteils im Kampf ums Dasein zu erklären, dafür sozusagen einen biologischen Sinn zu finden.

Dieser Glanz hängt vom Vorhandensein auf der Oberfläche der Schuppen, sowie auch überhaupt der Haut von Kristallen von Guaninokalk ab.

Der Mangel an Erklärungsversuchen des Silberglanzes der Fische ist um so weniger begreiflich, da man doch nicht zugeben kann, dass eine so lang existierende und zudem lebensfähige Tierklasse wie die Fische eine so unnütze Färbung haben sollten, welche ihnen Schaden brachte, wenn sie nicht von wichtiger Bedeutung wäre. In der Tat: der Silberglanz der Fische müsse schon aus der Ferne in die Augen fallen und dem Angreifenden als Lockmittel dienen und dem Opfer als Verwarnung, d. h. in beiden Fällen verräterischen Zwecken dienen. Jedem Angelfreunde ist das Schimmern des Fisches bekannt, wenn dieser das Lockmittel ergriffen und den Haken fühlend, in Todesfurcht sich hin und her wirft und dabei seine Seite nach oben kommt. Übrigens muss man bemerken, dass er im genannten Falle eine für ihn unnormale Stellung einnimmt, und darin liegt wohl die Lösung des Rätsels. Bei natürlicher Stellung des Bauches nach unten muss der Silberglanz ihm nützlich sein. Folgende Erwägungen, wie ich glaube, können diese Behauptung begründen.

In den Fällen, wenn irgendeine Eigentümlichkeit in der Form oder in der Färbung eines Tieres in einer bestimmten tierischen Gruppe weit verbreitet und nur ihr allein eigentümlich ist, so nimmt man unwillkürlich die Voraussetzung an, dass die Ursache selbst, die sie hervorgerufen, allgemein für alle Vertreter der gegebenen Gruppe erscheint und in Verbindung mit deren gemeinschaftlichen Lebensbedingungen stehen muss. Der Silberglanz ist unter den Fischen weit verbreitet, fehlt jedoch fast gänzlich bei anderen Tierarten. Das gemeine in den Lebensbedingungen der Fische ist das Medium, in dem sie allein existieren können und woran sie als vortrefflich angepasst erscheinen — das Wasser, und in den Eigenschaften dieses Mediums muss man auch die Erklärung der uns interessierenden Tatsache suchen. Da wir hier mit Lichterscheinungen zu tun haben, so muss die Lösung der Frage in den optischen Eigenschaften des Wassers liegen. Zur Anzahl solcher Eigenschaften gehört unter anderem der größere Brechungsindex des Wassers im Vergleiche mit dem der Luft (Brechungsindex des Wassers = 1,366). Daher wenn man von unten aus dem Wasser in die Luft unter dem größeren Winkel als 41° 25′ blickt (der Brechungswinkel beim Übergang aus dem Wasser in die Luft = 48° 35′), so erscheint die Wasseroberfläche silberglänzend, da Lichtstrahlen von denselben total reflektiert werden. Als Lichtquelle für einen solchen Reflex dient das Wasser selbst, welches wie bekannt, eine lichtzerstreuende Eigenschaft besitzt. Diese Eigenschaft wird durch das Vorhandensein von suspendierten festen Partikelchen verstärkt. Durch die lichtzerstreuende Eigenschaft des Wassers lässt sich unter anderem auch die Meeresfarbe erklären. Die Durchsichtigkeit des Süßwassers ist weit geringer als die des Meerwassers und deshalb ist die reflektierende Eigenschaft eines solchen Wassers weit stärker. An seichteren Stellen wird eine Masse vom Grunde, besonders wenn derselbe sandig, d. h. hell ist, reflektiert.

Wenn man von unten durch das Wasser, dessen Oberfläche ganz ruhig ist, emporblickt, so wird über dem Kopfe des Beobachters ein heller Kreis sichtbar sein infolge des durchscheinenden Himmels. Die Größe dieses Kreises hängt von der Tiefe ab, in welcher sich der Beobachter befindet. Außerhalb der Grenze dieses Kreises werden die Strahlen aus der Luft die Augen des Beobachters nicht erreichen infolge der Erreichung des Brechungsgrenzwinkels und der Wasserspiegel erscheint glänzend infolge der vollen inneren Reflexion. Ein ganz anderes Bild erhält man, wenn es windig ist. Dann kräuselt sich die Wasseroberfläche und es bilden sich Wellen. Dabei hat der Wasserspiegel in bezug auf die Hauptachse des Auges des unter dem Wasser sich befindenden Beobachters eine Neigung von 41° 25′, und dem Beobachter scheint, dass sich über

die ganze Fläche silberne Streifen hinziehen, welche in ihrer Form im allgemeinen an Fische erinnern. Solche Silberstreifen wechseln mit den hellen Streifen des hindurchscheinenden Himmels ab, welcher sichtbar wird, wenn die Wellenseite in Beziehung zur Hauptachse des Auges des Beobachters eine perpendikuläre Lage annimmt oder sich derselben nähert. Wenn man sich einen um diese Zeit über dem Kopfe vorbeischwimmenden Fisch vorstellt, so wird er eine volle Ähnlichkeit mit diesen Silberflecken der Wellen und mit den sich damit abwechselnden hellen Streifen des durchscheinenden Himmels haben, d. h. der Fisch wird unscheinbar bleiben. Wir haben hier einen eigenartigen Fall der Schutzfärbung, die aufs Vollkommenste ihren Zweck erreicht. In der Tat, wenn sich an Stelle des Beobachters ein beutesuchender Fisch befände, so würde das über ihm vorbeischwimmende Opfer — einen kleineren Fisch — nicht bemerken, und es entgeht der Gefahr, aber wenn sich an Stelle des Beobachters das Opfer befände, so würde sich der Raubfisch, dank dieser Schutzfärbung, unbemerkt von oben an seine Beute heranschleichen können.

Wenn wir die Verteilung des Silberschimmers auf der Oberfläche des Fischkörpers näher betrachten, so kann man als allgemeine Regel folgendes feststellen: silbern sind nur die Seiten der Fische und hauptsächlich die Teile, die ein wenig nach unten geneigt sind, währenddem der obere Seitenteil, dem Rücken ähnlich, mehr oder weniger dunkel gefärbt ist und dabei ist die von der Silberfarbe eingenommene Körperoberfläche desto größer, je mehr der Fisch seitlich zusammengepresst ist. Bei der Meeräsche (*Squalius cephalus*) ist der Silberstreifen weniger ausgebildet als beim Brachsen (*Abramis brama*). Die Bauchseite der Fische, die dem Boden zugekehrt ist, ist dagegen wie bekannt, weißfarbig und fast ohne Silberglanz. Dieses ist auch begreiflich, da es über dem Kopfe des Beobachters selbst, welcher sich im Wasser befindet, keinen Silberreflex der Wellen gibt und nicht geben kann. Die Neigung der Wellen übersteigt bei starkem Winde nicht 10° und selbst bei Sturm erreicht sie keine 11°, d. h. die Neigung der Wasseroberfläche zum Auge des nach oben schauenden Beobachters gleicht dabei 80° oder im äußersten Fall 79°, der Brechungsgrenzwinkel wird dagegen erst bei einer Neigung von 41° 25′ erreicht. Unter diesem Winkel werden nur die Wellen sein, welche sich in einiger Seitenentfernung vom Beobachter befinden, d. h. der Silberglanz bringt dem Fische nur dann Nutzen, wenn der Fisch nicht genau von unten, sondern etwas von der Seite betrachtet wird. Bei Betrachtung von unten ist dem Fische dagegen nützlicher, weiß zu erscheinen und mit dem durchschimmernden Himmel beinahe gleich gefärbt zu sein.

Der Goldglanz einiger Fische erklärt sich in vielen Fällen durch die Farbe des Wassers, welches man durchblickt. Wir sehen auch, dass Goldglanz die Fische besitzen, die stehendes oder langsam fließendes Wasser bevorzugen, welches durch organische Stoffe gelb oder bräunlich gefärbt ist. In dieser Beziehung können als besonders gutes Beispiel die Karausche (*Carassius vulgaris*), der Karpfen (*Cyprinus carpio*) und die Schleie (*Tinca vulgaris*) dienen.

Jede Hypothese bekommt desto größere Wahrscheinlichkeit, je mehr Tatsachen sie bestätigen, und je weniger Tatsachen ihr widersprechen. Im gegebenen Fall muss man sich zu den widersprechenden Tatsachen äußerst vorsichtig verhalten, da man zum richtigen Urteil über die Färbung die Lebensbedingungen des Tieres genau kennen muss und zwar nicht nur die Bedingungen der Gegenwart, sondern auch der vergangenen Epochen. Einige Ausnahmen von der Regel in bezug auf den Silberglanz erscheinen desto ungeachtet als eine weitere Stütze für die Hypothese, so z. B. entbehren des Silberglanzes einige Grundfische, die dem Boden anliegen und einen abgeflachten Körper besitzen, z. B. die Butten und Rochen. In der Tat, in diesem Fall würde ihnen die Silberfärbung nicht von Nutzen sein, da den Grundfischen von unten aus keine Gefahr von seiten der Raubfische droht und andererseits die Beute gewöhnlich über ihrem Kopfe schwimmt. Eine andere Ausnahme bilden die Tiefseefische, welche solche Tiefen bewohnen, wo keine Lichtstrahlen hindurchdringen und wo keine Totalreflexion stattfinden kann. Gewöhnlich haben solche Fische kleine Schuppen und sind tiefschwarz gefärbt. Solche sind z. B. *Melanostomias melanops*, die weit verbreiteten Arten von *Melanocactus* oder der sich durch eine ungewöhnliche Gefräßigkeit auszeichnende *Chiasmodus niger*. Die erwähnten Beispiele weisen darauf hin, dass die schwarze Farbe für viele Vertreter der Tiefseeichthyofauna so charakteristisch ist, dass davon bei der genetischen oder spezifischen Benennung dieser Fische Gebrauch gemacht wird. Jedoch gibt es unter den Tiefseefischen auch silberglanztragende Arten. Die Erklärung hierzu ist vielleicht folgende: viele Fischarten sind erst vor kurzem aus der Höhe in die Tiefe migriert und haben infolgedessen noch nicht Zeit gehabt, den ihnen unnötig gewordenen Silberglanz zu verlieren; viele, wie z. B. manche Vertreter der Fam. *Scopelidae* vollführen bis jetzt ihre Wanderungen aus der Höhe in die Tiefe, d. h. sie sind keine reine Tiefseefische geworden.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der kgl. bayer. Hof- u. Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**
Professor der Botanik — Professor der Zoologie
in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal
Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark. Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

XXVII. Bd. 15. April 1907. № 9.

Über Zwecklosigkeit in der lebenden Natur.

Von F. A. F. C. Went.

Am 26. März dieses Jahres hielt ich eine Rektoratsrede „Over ondoelmatigheid in de levende Natuur". Dieselbe war natürlich einigermaßen populär gehalten in Anbetracht des Zuhörerkreises. Den Hauptinhalt dieser Rede möchte ich hier indessen in etwas anderer Form wiedergeben, nicht weil dieselbe neue Tatsachen enthält, sondern weil es mir geboten scheint, dass jedermann, dem die herrschende Anschauung in der Botanik unrichtig vorkommt, seine Stimme dagegen hören lässt.

In der älteren naiven Fassung finden wir die Zweckmäßigkeitslehre in der Natur z. B. bei Sprengel; man braucht nur den Anfang seiner Einleitung zu lesen, z. B.: „Überzeugt, dass der weise Urheber der Natur auch nicht ein einziges Härchen ohne eine gewisse Absicht hervorgebracht hat, dachte ich darüber nach, wozu denn wohl diese Haare dienen möchten," um das einzusehen, und ebenfalls wird es verständlich, warum seine gewissenhaften Beobachtungen so wenig Anklang gefunden haben, bei den Naturforschern in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts.

Aber nach 1859 ändert sich die Sache sehr bald; der Darwinismus wurde zur herrschenden Lehre und damit rückte allmählich die Zweckmäßigkeitsidee wieder mehr in den Vordergrund. Man braucht in dem oben zitierten Satze Sprengel's anstatt „der weise Ur-

heber der Natur" nur zu lesen „die natürliche Zuchtwahl", so würde er sich in einem modernen Buche sehr gut hervorheben.

Wer ein überzeugter Anhänger des Darwinismus ist, besonders in der extremen Fassung, welche ihm von Wallace gegeben wurde, muss auch Anhänger einer Zweckmäßigkeitslehre sein. Variationen bleiben ja nur dann erhalten im Kampf ums Dasein, wenn sie nützlich sind, es muss also jedes Gebilde eine Funktion haben und zwecklose oder gar unzweckmäßige Einrichtungen in der lebenden Natur darf es nicht geben außer bei reduzierten Teilen. Aber selbst Anhänger dieser Meinung müssten sich doch immer wieder vor Augen halten, wie äußerst schwierig, wenn nicht gar unmöglich es ist, die Zweckmäßigkeit irgendeines Teiles oder einer Verrichtung zu „beweisen", wenn man letztere Bezeichnung wenigstens im streng wissenschaftlichen Sinne auffasst.

Ich möchte nun hier erstens einige Beispiele von voreiligen Schlüssen über die Zweckmäßigkeit der lebenden Natur anführen, aus denen die Gefahr ersichtlich wird, so dass selbst Anhänger des Darwinismus besser tun würden, sich mit einigen allgemeinen Sätzen hierüber zu äußern, als in jedem Fall in Besonderheiten die Zweckmäßigkeit „beweisen" zu wollen; zweitens will ich einige Fälle nennen, wo man ganz entschieden von Unzweckmäßigkeit reden muss, dann aber die Frage aufwerfen, ob man nicht überhaupt die lebende Natur für zwecklos erklären muss, jedenfalls die Frage nach etwaigen Zwecken ganz aus der Naturwissenschaft herausschieben muss, um sie der poetischen Auffassung der Natur zu überlassen, deren Berechtigung ich übrigens gar nicht bestreiten will.

In sehr vielen Fällen wird der Zweck irgendeines Teiles aprioristisch aus der Form oder der Struktur gefolgert, ohne dass auch nur das einfachste Experiment zu Hilfe genommen wird. Oft sieht die Sache ja auch so wie so äußerst einfach und klar aus; und dennoch ergibt sich dann bei näherer Untersuchung, dass man sich geirrt hat. Als Beispiel nenne ich die geflügelten Früchte der *Dipterocarpaceae*. Man braucht dieselben nur zu betrachten, um sich in Bewunderung auszusprechen über die prachtvollen Anpassungen dieser Familie, wodurch die Verbreitung der Früchte so außerordentlich leicht geworden ist. Wer indessen die jüngste Untersuchung Ridley's[1]) gelesen hat, wo *Shorea leprosula* ausführlich, andere Arten kurz behandelt sind, wird wohl zu einer anderen Überzeugung gelangt sein. Die Bedeutung dieser ausgewachsenen Kelchblätter für die Verbreitung ist offenbar sehr gering und wo

1) H. N. Ridley. On the Dispersal of Seeds by Wind. Annals of Botany. Vol. XIX, 1905, S. 351.

das in ihrem vollkommenen jetzigen Zustand der Fall ist, kann es wohl als ausgeschlossen betrachtet werden, dass sich diese Flügel durch allmähliche Änderungen aus gewöhnlichen Kelchblättern gebildet haben unter dem Einfluss der natürlichen Zuchtwahl.

Einen Fall, wo mit kühnem Schwung die in einigen Fällen erhaltenen Resultate generalisiert wurden, bieten die sogen. myrmekophilen Pflanzen. Schimper hatte, anknüpfend an die Mitteilungen Belt's und Fritz Müller's einige südamerikanische Ameisenpflanzen näher untersucht und hier wahrscheinlich gemacht, dass diese durch gewisse *Azteca*-Arten gegen die Blattschneiderameisen geschützt werden. Zwar sind in letzter Zeit einige Bedenken gegen Schimper's Arbeit erhoben worden, und ich selbst habe während eines kurzen Aufenthaltes in Surinam auch Zweifel aufkommen fühlen, als ich sehr oft Cecropien fand, welche keine Ameisen herbergten und dennoch von den Blattschneiderameisen gemieden waren, aber ich will darauf hier kein Gewicht legen, sondern nur warnen gegen die voreilige Verallgemeinerung, wobei nun fast jede Pflanze mit extrafloralen Nektarien oder mit irgendwelchen Höhlungen im Stamm für myrmekophil erklärt wurde, ohne dass man selbst angeben konnte, gegen welche Feinde die Pflanzen denn wohl verteidigt werden.

Soweit es die auffallenden Myrmecodien und Hydnophyten Malesiens betrifft, hat Treub schon in den Arbeiten, worin er die Meinung Beccari's über die Entstehung der eigentümlichen Stengelgebilde widerlegte[1]), darauf hingewiesen, dass sich überhaupt nichts für die Bedeutung dieser Pflanzen als myrmekophil sagen lässt. Dasselbe ließe sich von anderen sogen. Ameisenpflanzen mit noch mehr Recht behaupten und jetzt ist vor sehr kurzer Zeit dieser ganzen Phantasmagorie der letzte Boden geraubt worden durch die Arbeit von Frau Nieuwenhuis[2]), welche gezeigt hat, dass in vielen Fällen die extrafloralen Nektarien zwar Ameisen anziehen, aber dass diese dann auch Blattläuse mitbringen, welche der Pflanze großen Schaden zufügen können, und dass daneben auch Käfer, Wanzen u. a. sich des Zuckers zu bemächtigen suchen, dann aber meist die Nektarien selbst und oft auch die Blätter anfressen.

Ähnliches lässt sich in den meisten Fällen anführen. Die auffälligsten Fehler werden in den Tropen gemacht und das versteht sich auch sehr leicht. Der Botaniker kommt meist erst, nachdem er seine volle Ausbildung erlangt hat in die Tropen; dann sieht er

1) M. Treub. Sur le *Myrmecodia echinata* Gaudich. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg. Vol. III, 1883, S. 129, und Nouvelles recherches sur le *Myrmecodia* de Java. Ibid. Vol. VII, 1888, S. 191.

2) M. Nieuwenhuis-von Uexküll-Güldenband. De schadelyke gevolgen der suikerafscheiding by eenige myrmecophile planten. Proceedings Kon. Akademie v. Wetensch. Amsterdam, 30 Juni 1906, S. 69.

plötzlich eine Fülle von neuen Formen um sich, abweichend von demjenigen, woran er gewöhnt war, und jetzt ist es äußerst verführerisch, „Erklärungen“ für diese Formen zu suchen. Ich kann das sehr gut verstehen, weil ich selbst diesen Drang gefühlt habe, als ich noch im Banne des alten Dogmas der Zweckmäßigkeit der lebenden Natur festgehalten wurde. Die Mehrzahl der Botaniker bleiben aber nur kurze Zeit in den Tropen und eben diese publizieren oft ihre „Erklärungen“, wobei dann als erklärende Prinzipien diejenigen Umstände benutzt werden, welche am auffallendsten sind, indem sie am meisten abweichen von den in Europa vorherrschenden Verhältnissen. Wer länger in den Tropen ist, wird skeptisch, sieht bald, dass die Sachen nicht so einfach sind und findet sehr oft Fehler in den Schriften dieser kurzen Gäste, wieviel Scharfsinn und Geist diese auch besitzen mögen. Ich möchte hier nicht den Eindruck erwecken, dass ich den Besuch der Tropen für Botaniker unerwünscht erachte; im Gegenteil, ich halte dafür, dass jeder Botaniker die Tropen sehen sollte. Aber neben dem Nutzen, der daraus hervorgeht, steht auch der genannte schädliche Einfluss. Wenn wir uns auf Buitenzorg beschränken, weil die meisten der Tropenbesucher wenigstens kurze Zeit dort gewesen sind, dann sieht man, welchen Eindruck die gewaltigen Regengüsse, die hohe Luftfeuchtigkeit, die reiche Insektenwelt gemacht haben, indem diese speziell als „Erklärung“ herbeigeholt werden.

Und wie oft weiß man auch dort nicht anzugeben, welchen Nutzen eine bestimmte Einrichtung hat. Man denke nur an die hellrote Farbe der jungen Laubblätter. Man hat schon alles herbeigeholt zur „Erklärung“, aber die meisten Botaniker werden damit wohl nicht vollkommen einverstanden sein: Schutz gegen Licht- und Wärmestrahlung, Beförderung der Transpiration, Schutz gegen Tierfraß u. s. w. Ich will hier nicht missverstanden werden; ich finde es sehr begreiflich, dass man Forschungen anstellt über die rote Farbe der jungen Laubblätter, dass man untersucht, ob es in den Tropen bestimmte Faktoren gibt, welche das Auftreten dieser Farbe befördern, ich bekämpfe nur die Art und Weise, wie das bis jetzt geschehen ist.

Jetzt noch ein Beispiel, welches ich den Untersuchungen aus Europa entlehne. Wer längere Zeit in den Tropen verlebt, findet nicht allein Fehler in den Angaben der Tropenreisenden, sondern fängt auch an, sich zu fragen, ob in den Arbeiten über die Pflanzenwelt Europas nicht ebenfalls vieles unrichtig ist, wenn das auch nicht so klar vor Augen tritt. Man ist in Europa vorsichtiger, weil man die Umstände, worunter die Pflanzen leben, besser kennt; aber auch dort werden, ich möchte sagen, Romane in botanischer Hinsicht geschrieben, wie man aus Kerner's Pflanzenleben ersehen kann. Indessen wird man vielleicht einen Hinweis auf dieses Buch

rügen, weil es populär gehalten ist und man ja populären Schriften nicht denselben Maßstab anlegen darf wie an streng wissenschaftliche Arbeiten. Nehmen wir darum eine der letzteren, und zwar die ausgezeichnete allbekannte Studie Stahl's über Pflanzen und Schnecken[1]); greifen wir daraus den Teil heraus, der über die Raphiden handelt, so hat Stahl durch seine Fütterungsversuche mit Schnecken bewiesen, dass diese Tiere verschiedene raphidenhaltige Pflanzen oder Pflanzenteile nicht oder kaum fressen; er hat weiter gezeigt, dass dieselben Teile wohl verzehrt werden, nachdem das Calciumoxalat herausgelöst ist. Nun hat zwar Lewin Bedenken gegen die Schlussfolgerungen Stahl's erhoben[2]), ich will diese aber dahingestellt sein lassen und als festgestellt betrachten, dass Pflanzen mit Raphiden in ausgedehntem Maße gegen Schneckenfraß, und event. gegen andere Tiere geschützt sind. Aber sowie man weitere Schlüsse zieht über ihre Entstehung im Laufe der Erdgeschichte, begibt man sich auf historisches Gebiet, wobei jegliche Sicherheit fehlt, kommt man zu Phantasiegebilden, die noch möglich sind, aber nicht erwiesen, so lange man an der natürlichen Zuchtwahllehre festhält, denen aber jeglicher Boden fehlt, wenn diese Lehre verlassen werden muss. Man wird also in den erwähnten Einrichtungen nicht „Züchtungsprodukte der die Pflanzen umgebenden Tierwelt" sehen können.

Wo es die anatomische Struktur der Pflanzen betrifft, werden dieselben Fehler gemacht. Ich denke hier besonders an die Anhänger der sogen. physiologischen Pflanzenanatomie. Wie scharfsinnig und wie ausgezeichnet viele Untersuchungen dieser Richtung, besonders von dem Hauptvertreter derselben, Haberlandt, auch sind, ich halte dieselbe in ihrer Allgemeinheit für verfehlt, weil sie für jedes Gewebe, jede Zelle, jeden Inhaltsbestandteil der Zelle eine Funktion voraussetzt, welche der ganzen Pflanze irgendeinen Nutzen bringen wird. Sekundär kommt dann noch hinzu, dass die Funktion sich nur selten direkt beweisen lässt, dass indirekt aus der anatomischen Struktur auf die Funktion geschlossen wird, wobei man es nie weiter bringt als zu großer Wahrscheinlichkeit, oft aber nur zu bloßen Vermutungen. Lassen wir das aber dahingestellt sein und nehmen wir ein Beispiel, wo die Funktion klar vor Augen liegt, nämlich die äußere Atemhöhle der Spaltöffnungen. Man kann nun mit Grund behaupten, dass dieselbe, wo sie anwesend ist, die Transpiration herabsetzt, aber nicht, dass dieselbe zu diesem Zweck gebildet worden ist. Man findet sie ja nicht allein bei Organen, welche der Gefahr einer übermäßigen Tran-

1) E. Stahl. Pflanzen und Schnecken. Jen. Zeitschr. f. Naturw. u. Med. Bd. XXII, N.F. XV, 1888.

2) L. Lewin. Über die toxikologische Stellung der Raphiden. Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. XVIII, 1900, S. 53.

spiration ausgesetzt sind, sondern auch in anderen Fällen. Um ein extremes Beispiel zu nennen, verweise ich auf die Spaltöffnungen an der Innenseite der Fruchtwand von *Papaver somniferum*. Niemand wird behaupten, dass hier ein Schutz gegen übermäßige Transpiration nötig ist; Anhänger der Selektionslehre werden hier Hilfshypothesen benutzen müssen. Diese werden dann aber immer reden müssen von Korrelationen, von unabweisbaren Konsequenzen der inneren Organisation der Pflanzen und damit teilweise ihren Gegnern zu Wort reden.

Das letztgenannte Beispiel führt uns von selbst zu der Frage, ob es unzweckmäßige Einrichtungen in der lebenden Natur gibt (ich beschränke mich hier, wie in der ganzen Abhandlung, auf die Pflanzenwelt). Man findet nun, wenn man einmal auf die Suche ist, genügend Beispiele, wobei natürlich die Unzweckmäßigkeit auch nie streng zu beweisen ist, man bringt es hier ebenfalls nicht weiter als zu Wahrscheinlichkeitsschlüssen. Als erstes Beispiel nenne ich durch ihre Farbe augenfällige Blüten, welche dennoch nicht von Insekten bestäubt werden. Ich muss voranstellen, dass ich dafür halte, dass die vor einigen Jahren von Plateau mitgeteilten Versuche durch die Untersuchungen der letzten Zeit von Giltay, M^lle^ Wéry u. a. genügend widerlegt worden sind, dass also angenommen werden darf, dass hellgefärbte Blüten gewisse Insekten zu sich locken. Nun gibt es aber solche, wo diese Anlockung vollkommen zwecklos ist.

Denken wir an diejenigen, wo nur Selbstbestäubung vorkommt, z. B. an die Erbsen, oder *Oenothera biennis*. Wie de Vries[1]) angibt, findet die Bestäubung bei der letztgenannten Pflanze innerhalb der geschlossenen Knospe statt, meistens morgens oder früh mittags, erst gegen den Abend öffnet sich die Knospe, die hellgelbe Blütenkrone entfaltet sich; viele Abendfalter werden von dieser, sowie von dem Duft angezogen, sich des abgeschiedenen Honigs zu bemächtigen, aber die ganze Einrichtung ist vollkommen zwecklos, denn die Bestäubung hat schon lange stattgefunden.

Oder nehmen wir die kleistogamen Blüten. Nach der herrschenden Lehre müssten diese stets unscheinbar sein; ich möchte hier ein charakteristisches Zitat darüber einschalten[2]): „Quant à la corolle, elle existe très-réduite, chez les fleurs cleistogames . . . Il en est de même chez le *Stellaria media* (Mouron des oiseaux) pour les fleurs qui s'ouvrent en hiver; ce qui s'explique fort aisément: la corolle sert à attirer les insectes, et il n'y en a pas en cette saison". Burck hat uns aber kleistogame Blüten mit sehr hell-

1) H. de Vries. Die Mutationstheorie. Bd. I. Leipzig 1901, S. 320.
2) de Moor, Massart et van der Velde. L'évolution régressive. Paris 1891, S. 140.

gefärbten und augenfälligen Corollen kennen gelehrt unter verschiedenen Gattungen der *Anonaceae*[1]).

Auch die Pflanzen mit Parthenogenesis oder Apogamie sind sehr lehrreich, gibt es hierunter doch auch solche mit sehr augenfälligen Blüten. Ich brauche nur zu erinnern an *Taraxacum*. Wenn man bedenkt, dass bei dieser Pflanze nicht allein die Bestäubung durch Insekten genau beschrieben worden ist, sondern auch die schöne Anpassung, wodurch Selbstbestäubung stattfindet, wenn der Insektenbesuch ausbleibt, dann wird man doch äußerst vorsichtig mit anderen Behauptungen der Blütenbiologie. Und diese Behauptungen stammen nicht von irgendeinem unbekannten Botaniker. Ohne weitere Kommentare zitiere ich hier Hermann Müller-Lippstadt[2]): „Wir haben daher im Löwenzahn eine Pflanze vor uns, welche durch hohe Augenfälligkeit ihrer Blüten, großen Reichtum und leichte Zugänglichkeit ihres Blütenstaubes und Honigs an sonnigen Frühlingstagen eine ungewöhnliche Mannigfaltigkeit verschiedenartigster Insekten zu emsiger Tätigkeit an sich lockt, die aber dennoch, da ihre Blütezeit so früh beginnt, dass es ihren ersten Blüten in der Regel an Insektenbesuch fehlt, und da auch für die späteren Blüten der Insektenbesuch durchaus vom Wetter abhängig und daher unsicher ist, die Möglichkeit der Sichselbstbestäubung in vollem Maße behalten oder wieder erlangt hat."

Wollte man behaupten, dass in diesem Falle vielleicht der Krone und dem Honige eine andere nützliche Rolle zufällt, so könnte man demgegenüber eben auf *Taraxacum* hinweisen, wo normale Staubfäden mit Pollen bei den apogamen Blüten doch jedenfalls vollkommen zwecklos sind.

Ich weiß, dass die Anhänger der Selektionslehre sagen werden, all diese Gebilde seien zwar jetzt zwecklos, aber darum doch nicht bei den Vorfahren der jetzigen Pflanzen. Wenn ich das ohne Beweis zugeben will, dann müssten jedenfalls diese Kronen, diese Staubfäden u. s. w. reduziert sein, wenn die Selektionslehre richtig wäre. Natürlich kann man sich auch hier mit Hilfshypothesen retten, z. B. dass die Parthenogenesis bei *Taraxacum* erst in allerjüngster Zeit entstanden ist, aber diese machen die Behauptungen derjenigen, die sich auf dem Zweckmäßigkeitsstandpunkt stellen, nicht wahrscheinlicher.

Ähnliches lässt sich anführen in den Fällen, wo eine Pflanze Blüten bildet, welche nie oder fast nie reife Samen ausbilden, wie bei *Ranunculus Ficaria*, welche sich ja nur mit ihren Wurzelknollen fortpflanzt. Die große Menge Blüten, welche diese Pflanze im

1) W. Burck. Über Kleistogamie im weiteren Sinne und das Knight-Darwin'sche Gesetz. Anm. d. Jard. Bot. de Buitenzorg. Vol. VIII, 1890, S. 122.

2) H. Müller. Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider. Leipzig 1893, S. 407.

Frühjahr hervorbringt, sind eine große Verschwendung, und in der Hinsicht kann man hier ebensowohl wie in den vorher genannten Fällen nicht allein von Zwecklosigkeit, sondern gar von Unzweckmäßigkeit reden. Wenn bemerkt wird, dass es jedenfalls Stellen gibt, wo *Ranunculus Ficaria* Frucht bildet, dann hätte sie in Nordeuropa zeigen müssen, dass die hier nutzlosen Blüten unter dem Einfluss des Kampfes ums Dasein zurückgehen oder nur in selteneren Fällen gebildet werden, wenn die Selektionstheorie Recht hat.

Wenden wir uns zu einem Beispiel auf dem Gebiete der Reizphysiologie: auch hier wird bisweilen selbst in der Definierung des Reizes angegeben, dass die Reaktion des Organismus auf den Reiz zweckmäßig ist. Auch hier hat sich diese Meinung soweit verbreitet, dass man selbst Spuren davon findet bei denjenigen, welche den Reiz so kausal-mechanisch wie möglich auffassen. Niemand hat in dieser Hinsicht gewiss mehr getan wie Pfeffer, der überhaupt die Grundlagen der heutigen Reizphysiologie der Pflanzen gelegt hat; und dennoch lesen wir von ihm z. B. folgende Äußerung[1]): „dass die Ausbildung einer auf einen bestimmten Stoff, bezw. Zweck berechneten, chemotaktisch reizbaren physiologischen Struktur es unvermeidlich mit sich bringt, dass auch eine Reihe von anderen Stoffen in eine Wechselwirkung treten, die eine chemotaktische Reaktion im Gefolge hat.“ Ich würde den Satz umkehren und sagen, dass die eigentümliche physiologische Struktur des Protoplasmas es mit sich bringt, dass dieses reizbar ist durch eine Reihe chemischer Stoffe und dass sich darunter zufällig auch einer befindet, worauf die Reaktion der Pflanze nützlich zu sein scheint.

Bekanntlich werden die phototropischen Bewegungen meistens als zweckmäßig angesehen, aber dann beschränkt man sich doch auf die Betrachtung der oberirdischen Teile. Man kann den Phototropismus einiger Wurzeln doch wohl kaum zweckmäßig nennen und dann doch nur, insoweit er negativ ist. Aber Hofmeister, Sachs und Wiesner haben uns ja Fälle kennen gelehrt von positiv phototropischen Erdwurzeln; kann man sich überhaupt etwas unzweckmäßigeres denken?

Es ist bezeichnend, dass auch Oltmanns, dem wir die besten Untersuchungen aus jüngerer Zeit über die phototropischen und phototaktischen Bewegungen verdanken, zu dem Ergebnis kommt, dass dieselben nicht als zweckmäßig zu betrachten seien. Scheinbar lautet zwar seine Schlussfolgerung etwas anders; in dem Kapitel: Die Zweckmäßigkeit der photometrischen Bewegungen[2]) sucht er in letzter Instanz diese Zweckmäßigkeit zu beweisen; aber es ist ganz klar, wenn man das Kapitel liest, dass O. sich hierbei nur

1) W. Pfeffer. Pflanzenphysiologie. 2. Aufl., Bd. II, Leipzig 1904, S. 807.

2) F. Oltmanns. Über photometrische Bewegungen der Pflanzen. Flora, Bd. 75, 1892, S. 259.

durch die herrschende Ansicht über die allgemeine Zweckmäßigkeit in der Natur hat leiten lassen. Man braucht z. B. nur folgende Sätze zu berücksichtigen: „Vielmehr scheint in vielen Fällen die in der photometrischen Bewegung aufgesuchte Lichtstärke über der dauernd zuträglichen zu liegen. Man würde demnach diese Pflanzen etwa mit den Vögeln etc. vergleichen können, welche gegen das Licht fliegen, gleichgültig, ob sie dabei zugrunde gehen oder nicht.“ Soweit also keine Zweckmäßigkeit, aber jetzt wird der herrschenden Meinung geopfert in dem was jetzt folgt: „Dabei könnten aber diese Bewegungen indirekt zweckmäßig sein. Es könnte z. B. eine hohe Lichtstimmung der Spirogyren, welche über der im Wasser gewöhnlich gegebenen liegt, bedingen, dass dieselben sich stets nahe der Oberfläche halten. Ich zeigte in einer früheren Arbeit, dass die kleinen Ectocarpeen sich mit Vorliebe auf der Unterseite der Fucus- etc. Thallome ansiedeln. Die relativ hohe Lichtstimmung der Schwärmer dürfte es bedingen, dass dieselben auf ihrem Wege aus der Tiefe nach der Oberfläche an Fucusthallome anstoßen, hängen bleiben und sich damit an einem günstigen Ort entwickeln.“

Später finden wir wieder: „Die Sprossen (von *Polysiphonia nigrescens*) wachsen auch dann energisch dem Fenster zu, wenn sie relativ hell stehen, also unter Intensitätsgraden leben, unter welchen sie auf die Dauer ein abnormes Wachstum zeigen. Das alles lässt vermuten, dass vielen photonastischen Bewegungen“ . . ., dann würde ich weiter lesen: keine Zweckmäßigkeit zukomme, aber Oltmanns formuliert es in dieser Weise in Übereinstimmung mit dem herrschenden Dogma: „nur eine indirekte Zweckmäßigkeit zukomme.“

Endlich möchte ich noch aus einem ganz anderen Gebiete ein Beispiel herbeiholen, nämlich über Enzyme. Man findet ziemlich oft die Meinung ausgesprochen, dass die Bildung der Enzyme eine zweckmäßige Reaktion der Zelle sein müsse. Bestimmte Enzyme würden dann also nur abgeschieden werden, wenn die Zelle die Resultate ihrer Wirkung gebrauchen kann, oder in anderer Form, die Bildung würde gehemmt werden, wenn das Produkt ihrer Reaktion schon vorhanden ist. Letztere Meinung ist z. B. ausgesprochen in einer bekannten Arbeit von Katz[1]). Katz glaubt aus seinen Untersuchungen den Schluss ziehen zu können, dass bei *Penicillium glaucum* und *Aspergillus niger* die Diastaseabscheidung gehemmt wird, wenn diesen Pilzen Zucker als Nahrung gegeben wird.

Ich habe nun schon früher Bedenken erhoben gegen diese Schlussfolgerungen Katz's, will aber jetzt nicht darauf eingehen, besonders auch weil ich noch mit einer Arbeit darüber beschäftigt bin. Ich will dieselben also vorläufig als richtig akzeptieren, dann

1) J. Katz. Die regulatorische Bildung von Diastase durch Pilze. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 31, 1898, S. 599.

aber darauf hinweisen, dass es sich jedenfalls sehr oft anders verhält. Ich habe selbst einen derartigen Fall beschrieben bei *Monilia sitophila*[1]). Von den 10 untersuchten Enzymen, welche dieser Pilz bilden kann, entstehen einige bei jeglicher Ernährung, z. B. Diastase, Invertase, Tyrosinase, andere zwar noch unter verschiedenen Umständen, aber doch nur, wenn ganz bestimmte Stoffe als Nahrung gegeben wurden, z. B. Maltoglucose; es wurde gezeigt, dass hier die Menge des gebildeten Enzyms bestimmt wird durch die Quantität der Nahrung. Endlich gibt es einige Enzyme, welche nur, oder fast nur gebildet werden, wenn der Pilz genährt wird mit denjenigen Substanzen, welche unter dem Einfluss des Enzyms gespalten werden können, wie z. B. Trypsin und Labenzym. Nur letztere lassen sich also unterbringen in das Schema, welches viele sich von der Enzymbildung gemacht haben; aber wenn man die anderen Fälle in Betracht zieht, wird man wohl eher schließen müssen, dass diese Enzyme Stoffe sind, welche als Folge des Chemismus des lebenden Protoplasmas entstehen, wobei es von der Zuführung bestimmter Nahrungsstoffe abhängt, wie dieser Chemismus verläuft und wobei keine Rede ist von Umsetzungen, welche mit einem bestimmten Zweck stattfinden. Es scheint mir im Gegenteil, teleologisch gesprochen, sehr unzweckmäßig, dass eine lebende Zelle Tyrosinase produziert, wo kein Tyrosin oxydiert werden kann, Invertase, wo keine Saccharose zu invertieren ist, Diastase, wenn keine Stärke da ist, welche verzuckert werden kann.

Diese Beispiele mögen genügen, um zu zeigen, dass es, wenn man sich einmal auf den Zweckmäßigkeitsstandpunkt stellt, in der lebenden Natur unzweckmäßige Einrichtungen gibt, jedenfalls zwecklose. Ich halte dafür, dass man deren eine große Menge finden wird, sobald man einmal auf die Suche geht. Aber bis jetzt ist das nie geschehen; man sah nicht, was man eben nicht sehen wollte. oder man deutete solange daran herum, dass das Unzweckmäßige zweckmäßig geworden war. Nehmen wir aus der Literatur der allerletzten Zeiten von beiden Fällen noch ein Beispiel.

Vor kurzem erschien eine Abhandlung von Peklo[2]), worin die Fortpflanzung von *Neottia Nidus avis* durch Sprossbildung an den Wurzelenden, teilweise auch durch die Knospen der oberen Achselschuppen des Rhizoms oder des unteren Stengels beschrieben wird. Die ganze Abhandlung ist nicht teleologisch geschrieben, aber dennoch findet man z. B. folgende Sätze: „Der Zweck der ersten Art ist in erster Linie die Vergrößerung des Wurzelnestes.“ „Hier zeigt

1) F. A. F. C. Went. Über den Einfluss der Nahrung auf die Enzymbildung durch *Monilia sitophila* (Mont.) Sacc. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 36, 1901, S. 611.

2) J. Peklo. Zur Lebensgeschichte von *Neottia Nidus avis* L. Flora, Bd. 96, 1906, S. 260.

sich schon eine Einrichtung, die darauf abzielt, dass die Tochterpflanze sich weiter von der Mutterpflanze entferne." Man möchte hier fragen, worauf zielen denn wohl die blühenden Sprosse der *Neottia* ab? Denn gerade in derselben Abhandlung beschreibt der Verfasser, dass Vermehrung durch Samen nicht oder fast nicht stattfindet: „es ist . . . sicher, dass, wenn es überhaupt in der Natur zum Keimen der Samen dieser Orchidee kommt, dies sehr selten geschieht." Hier wird das selbstgefundene vernachlässigt, weil eben der Verfasser noch vom Dogma der Allgewalt der natürlichen Zuchtwahl überzeugt ist.

Ganz anders steht die Sache bei einer Arbeit von Detto[1]). Derselbe beweist, dass eine Vermutung, vor vielen Jahren von Robert Brown geäußert, richtig war, dass nämlich die Insektenähnlichkeit der *Ophrys*-Blüten Bienen und Hummeln vom Besuch abhält. Wenn man dabei bedenkt, wie gering — als Folge geringen Insektenbesuches — der Fruchtansatz bei diesen Blüten ist (Detto gibt für die Umgebung von Jena an 1,5—2,5, bisweilen 6, höchst selten 8 %), so würde man leicht dazu veranlasst, an unzweckmäßige Einrichtungen zu denken, wenn man nicht von vornherein von der Zweckmäßigkeit überzeugt ist und dann an die Deutung herangeht, wie der Titel der Abhandlung Detto's schon besagt. Diese Deutung besteht nun darin, dass die Blüten derart eingerichtet sind, dass eine Übertragung der Pollinien durch Bienen und Hummeln unmöglich ist; würden diese nun nicht von der Blüte abgehalten, dann würden viele Pollinien von den Besuchern entfernt werden, ohne dass Bestäubung stattfindet und die Chancen auf Fruchtansatz würden noch geringer werden. Also, die natürliche Zuchtwahl hatte nicht die Macht, die Blüten derart zu verändern, dass Bestäubung durch Bienen und Hummeln möglich wurde, oder in irgendeiner anderen Art die Fortpflanzung durch Samen gesichert wurde, welche jetzt ja nicht gerade glänzend verläuft, aber wohl den Blüten ihre höchst eigentümliche Gestalt zu geben, um die Bienen und Hummeln abzuhalten.

Überhaupt stellt sich stets wieder heraus, dass der Einfluss der natürlichen Zuchtwahllehre auf die lebenden Botaniker sehr groß gewesen ist, selbst bei denen, wo man es nicht so leicht erwarten würde. Ich meine diejenigen, welche sich mit dem Studium der experimentellen Morphologie beschäftigen. Man würde fast sagen, dass nichts weiter entfernt sein kann von der Zweckmäßigkeitslehre, wie die streng kausal arbeitende experimentelle Morphologie und wir finden dann auch z. B. einige von diesen Morphologen als entschiedene Gegner irgendeiner Teleologie, wie z. B. Bonnier

1) C. Detto. Blütenbiologische Untersuchungen. I. Über die Bedeutung der Insektenähnlichkeit der *Ophrys*-Blüte etc. Flora, Bd. 94, 1905, S. 287.

und in sehr energischer Weise Klebs. Dagegen steht Goebel. den man doch wohl als den Begründer der neuen Lehre auf botanischem Gebiet bezeichnen muss, und der sich auch gegen eine übertriebene Zweckmäßigkeitslehre ausgesprochen hat[1]), noch teilweise auf teleologischem Standpunkte. Ich hebe hier besonders die Einleitung seiner „Organographie" hervor; ich will gegen niemand zurückstehen in meiner Bewunderung für dieses großartige Werk, aber die allgemeinen Gesichtspunkte scheinen mir dennoch nicht richtig zu sein. Schon der Titel, indem nämlich Organographie an die Stelle des älteren Terminus Morphologie gestellt wird. Goebel will stets von Organen, nicht von Teilen des Pflanzenkörpers reden, weil er immer die Funktion im Auge behält, und wenn man das auch teilweise zugeben kann, so wird andererseits die unbewiesene Prämisse gestellt, nicht allein dass Formwechsel stets zusammenhängt mit Funktionswechsel, aber selbst von letzterem verursacht wird[2]): „Zu der Meinung, die Morphologie habe von der Funktion der Organe ganz zu abstrahieren, ist man lediglich dadurch gekommen, dass man nicht beachtete, dass die Umbildungen bedingt sind durch einen Funktionswechsel." Hier wird der kausale Zusammenhang gerade umgekehrt, Teile ohne Funktion würden dann auch nicht, oder nur in reduzierter Form bestehen können. Ich möchte dagegenüber erinnern an die ältere Vorstellung, z. B. de Candolle's: „L'usage des organes est une conséquence de leur structure, et n'en est nullement la cause."

Wenn man endlich noch einige Schritte weiter geht, kommt man zu der Meinung Warming's[3]): „Der Verfasser dieses Buches nimmt an, dass die Pflanzen eine besondere, angeborene Kraft oder Fähigkeit besitzen, sich an die gegebenen neuen Verhältnisse direkt anzupassen, d. h. auf eine für das Leben nützliche Weise in Übereinstimmung mit den neuen äußeren Lebensbedingungen zu variieren; er nimmt also an, dass zwischen den äußeren Ursachen und dem Nutzen der Veränderungen eine gewisse Verbindung bestehe, die im übrigen unbekannt ist (Selbstregulierung oder direkte Anpassung)." Hiermit hört m. E. alle Naturwissenschaft auf und wird an deren Stelle der Glaube gesetzt.

Es mag zuletzt bemerkt werden, dass die hier vertretene Anschauung ganz gut in Übereinstimmung ist mit der Mutationstheorie von de Vries. Eigentlich verträgt sie sich ja auch mit jeder Theorie über die Entstehung der Arten, mit Ausnahme der zuletzt genannten

1) K. Goebel, Über Studium und Auffassung der Anpassungserscheinungen bei Pflanzen. München 1898.

2) K. Goebel. Organographie. I. Jena 1898, S. 9.

3) E. Warming. Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. Deutsche Ausgabe. Berlin 1896, S. 377.

von Warming und der Darwin'schen Selektionslehre. de Vries selbst hat übrigens schon kurz darauf hingewiesen, dass es sich nach der Mutationstheorie so verhalten muss[1]). Die Mutationen entstehen, soweit wir sehen können, regellos. Eine neu entstandene Mutation kann also existenzunfähig sein und sich daher nicht weiter fortpflanzen. Wenn eine neue Eigenschaft aber vorteilhaft für die Pflanze ist, oder nutzlos, oder selbst nicht sehr schädlich, wird sich die neue Art im Kampf ums Dasein halten können, soweit wir heute darüber urteilen können. Etwas Genaueres vom Kampf ums Dasein wissen wir ja nicht; es ist zwar viel darüber geredet worden, aber Beobachtungen sind, soweit sie vorliegen, wenig bekannt und experimentell ist die Frage noch gar nicht in Behandlung genommen. Es lässt sich also sehr gut einsehen, dass eine Pflanze nutzlose oder gar unzweckmäßige Eigenschaften besitzt. Das ist nicht möglich nach der Auffassung Darwin's, speziell in der unter dem Einfluss von Wallace entstandenen Form. Neue Arten würden da entstehen durch stets wiederholte Variation in einer Richtung. Auch wenn zugegeben wird, dass diese Variationen zuletzt erblich werden — die Erfahrung lehrt das aber nicht — dann wird aber doch die Variation sich in einer bestimmten Richtung nur dann häufen, wenn sie der Pflanze irgendeinen Vorteil bringt im Kampf ums Dasein. Von den Anhängern dieser Richtung werden nutzlose Eigenschaften, wenn sie dieselben ja zugeben, erklärt durch Korrelation. Das ist dann aber auf dem Gebiete der Variabilität eine Hilfshypothese, welche dem Gegner zugibt, dass die Veränderung beruht auf der eigenartigen Struktur der lebenden Substanz und welche dabei nur in sehr seltenen Fällen wahrscheinlich gemacht ist.

Es will mir scheinen, dass verschiedene Wissenszweige der Botanik sich viel wissenschaftlicher behandeln lassen, wenn man die älteren Anschauungen über Zweckmäßigkeit verlässt, z. B. die Ökologie. Man wird dann nachforschen, ob ein Zusammenhang besteht zwischen bestimmten Formen oder Strukturen der Pflanzen und deren Verbreitung über die Erde. Hat man diesen Zusammenhang gefunden, dann kann man untersuchen, wie die herrschenden äußeren Umstände auf Pflanzen von dieser Struktur einwirken. Wie diese entstanden sind, wird man in den meisten Fällen ganz beiseite lassen müssen. Es ist jedenfalls zeichnend, dass man alle möglichen Anpassungen gefunden hat bei Pflanzen, welche unter einigermaßen extremen Bedingungen leben: z. B. bei Pflanzen der Wüste, des Hochgebirges, des Strandes, bei Epiphyten u. s. w.

1) H. de Vries. Die Mutationstheorie. Leipzig, Bd. I, 1901, S. 180. Bd. II, 1903, S. 669.

Dagegen sucht man sie vergebens oder findet sie nur spärlich bei Pflanzen, welche an sehr günstigen Stellen leben, z. B. in den feuchtheißen Tropen. Hier konnten ja alle möglichen Arten sich bei ihrem Entstehen entwickeln, in dem anderen Falle nicht. Dort sind die Umstände derart, dass nur Pflanzen mit sehr bestimmten Eigenschaften dort leben können; diejenigen, welche diese Eigenschaften schon vorher erhalten haben, wird man dort finden, andere nicht. Die Eigenschaft braucht auch nicht dort entstanden zu sein. Es ist jedenfalls zeichnend, dass der beste Kenner der Pflanzenökologie, Schimper, der doch noch ganz auf dem Boden des Darwinismus stand, eigentlich teilweise zu ähnlichen Vorstellungen gekommen ist. Bei der Besiedelung des Strandes sagt er z. B.[1]): „Fortwährend tragen Winde, Wasserläufe, Vögel, Samen von Binnenlandpflanzen auf den Strand. Manche derselben gelangen zur weiteren Entwickelung und vermögen, *falls sie salzhold sind und Schutzmittel gegen Transpiration entwickeln*, sich zu behaupten" (ich cursivire). Ähnliches für Epiphyten; die Eigentümlichkeiten der Samen dieser Gewächse betrachtet Schimper[2]) „in der großen Mehrzahl der Fälle nicht (als) eine Anpassung an atmosphärische Lebensweise, sondern vielmehr (als) eine präexistierende Eigenschaft, durch welche letztere erst ermöglicht wurde." Andere Eigentümlichkeiten der Strandpflanzen und der Epiphyten werden von Schimper zwar als Anpassungen erklärt, aber das kann bei einem erklärten Anhänger des Darwinismus auch kein Wunder nehmen.

Wenn ich hier auf die Gefahren einer teleologischen „Erklärung" der lebenden Natur hingewiesen habe und dafür auch einige Fälle von Unzweckmäßigkeit genannt habe, so ist das immer geschehen vom Standpunkt derjenigen aus, welche an einem Zweck in der Natur glauben. Mir war es darum zu tun, an diesem Glauben etwas zu rütteln, denn meiner Meinung nach haben wir die lebende Natur eben als zwecklos anzunehmen, wenigstens so lange wir uns mit wissenschaftlicher Arbeit beschäftigen. Der Dichter oder der Romanschreiber mag tun was er wünscht, in der Naturwissenschaft wird man alle dergleichen Deuteleien beiseite lassen müssen.

Ein Wort von Klebs mag hier mit Einstimmung zitiert werden[3]): „Die Zweckmäßigkeit der Organismen, von der Darwin und alle seine Nachfolger ausgehen, stellt gar nicht ein Problem der Natur-

1) A. F. W. Schimper. Die indo-malayische Strandflora. Bot. Mitt. aus den Tropen. Heft 3, Jena 1891, S. 199.

2) A. F. W. Schimper. Die epiphytische Vegetation Amerikas. Bot. Mitt. aus den Tropen. Heft 2, Jena 1888, S. 23.

3) G. Klebs. Willkürliche Entwickelungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903, S. 162.

forschung vor; sie gehört der teleologischen Betrachtungsweise des menschlichen Geistes an, die sich ihrerseits durchaus nicht auf die Organismen einschränken lässt, sondern sich auf die ganze Natur erstreckt." Dabei mag dann aber bemerkt werden, dass man diese Betrachtungsweise bei den Wissenschaften der nichtlebenden Natur, bei Physik, Chemie u. s. w. sorgfältig beiseite lässt. Ich weiß sehr gut, dass es viel schwieriger ist, solches in den biologischen Wissenschaften zu tun, aber in letzter Instanz werden wir doch auch dort einzig und allein durch Erforschung von kausalen Zusammenhängen der Wahrheit etwas näher kommen, und alles andere im Gebiet der Phantasiegebilde verweilen lassen müssen.

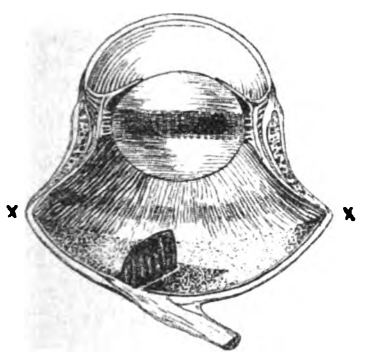
Utrecht, Oktober 1906.

Bau des Eulenauges und Theorie des Teleskopauges.

Von Dr. V. Franz (Helgoland).

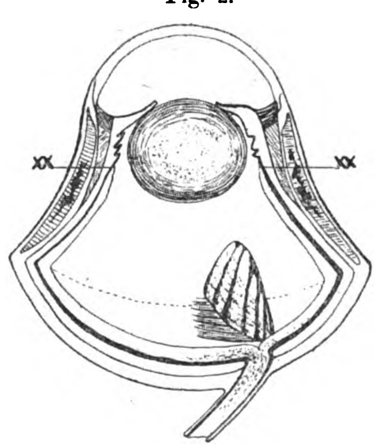
Obwohl wir bereits dem alten Soemmering[1]) eine treffliche Abbildung des Eulenauges verdanken, gibt doch Wiedersheim in seiner Vergleichenden Anatomie eine bei weitem minder gute Figur, die auch in R. Hertwig's Lehrbuch der Zoologie übergegangen ist.

Fig. 1.



Soemmering's Abbildung des Auges von *Strix bubo*. Bei ╳ Grenze der Retina.

Fig. 2.



Wiedersheim's Abbildung des Auges eines Nachtraubvogels. Bei ╳╳ Grenze der Retina.

Beide Abbildungen habe ich möglichst genau nachgezeichnet und in Fig. 1 und 2 nebeneinander gestellt.

Der von Wiedersheim gegebenen Zeichnung mag schließlich die Soemmering'sche zugrunde liegen; indessen haften ihr einige

---

1) D. W. Soemmering, De oculorum hominis animaliumque sectione horizontali. Göttingen 1818.

Ungenauigkeiten und Fehler an. Nicht nur, dass die Augenhäute, ja überhaupt alle Teile mit Ausnahme etwa der Linse und des Sehnerven viel zu plump und dick wiedergegeben sind. Das mag einer weitgehenden Schematisierung und Verdeutlichung der tatsächlichen Verhältnisse zugute gehalten werden, wie sich dieser Mangel auch am Fischauge und am Menschenauge bei Wiedersheim findet. Schwerer wiegend scheint es mir, dass die Linse im Auge ohne erkennbare Befestigung schwebt, während sie in Wirklichkeit von den Ciliarfortsätzen gehalten wird — wie auch Soemmering richtig zeichnet. Vor allem aber ist die Retina falsch dargestellt. Sie reicht in Wiedersheim's Zeichnung bis in die Höhe der Linse empor (×× in Fig. 2), bei Soemmering nur bis an die kantige Sklera-Umbiegung, die dem Eulenauge eigentümlich ist (× in Fig. 1).

Wenn hierin Wiedersheim im Recht wäre, so wäre diese Tatsache enorm interessant und verdiente ganz besonders hervorgehoben zu werden. Von vornherein erscheint sie jedoch sehr unwahrscheinlich. Die Retina würde dann an der Bulbuskante eine knickförmige Umbiegung machen. Dieser Fall dürfte im Tierreiche sonst wohl kaum wiederkehren, und die Bedeutung einer solchen Gestaltung würde auch kaum zu erklären sein — obschon keineswegs alle Netzhautteile in „Bildweite“ von der Linse liegen müssen.

Daher schien mir die Frage der Nachuntersuchung wert. Ich durchschnitt also zwei Augen von *Athene noctua*, dem Steinkauz, und fand Soemmering's Zeichnung bestätigt, Wiedersheim's dagegen nicht. Wie Fig. 3 und 4 zeigen, reicht nämlich die Retina bis an die Bulbuskante, genauer gesagt, nur ein klein wenig darüber.

Bezüglich des Details in den Zeichnungen sei folgendes bemerkt.

Beide Zeichnungen sollen darstellen, was man makroskopisch beim Einblick in den halbierten Bulbus sieht. Doch sind alle Schattierungen absichtlich fortgelassen. Bei einer naturgetreuen Wiedergabe der Helligkeitsdifferenzen hätten die tiefschwarz pigmentierten Teile (Corpus ciliare, Iris, Pecten) nur ganz undeutlich ausfallen können.

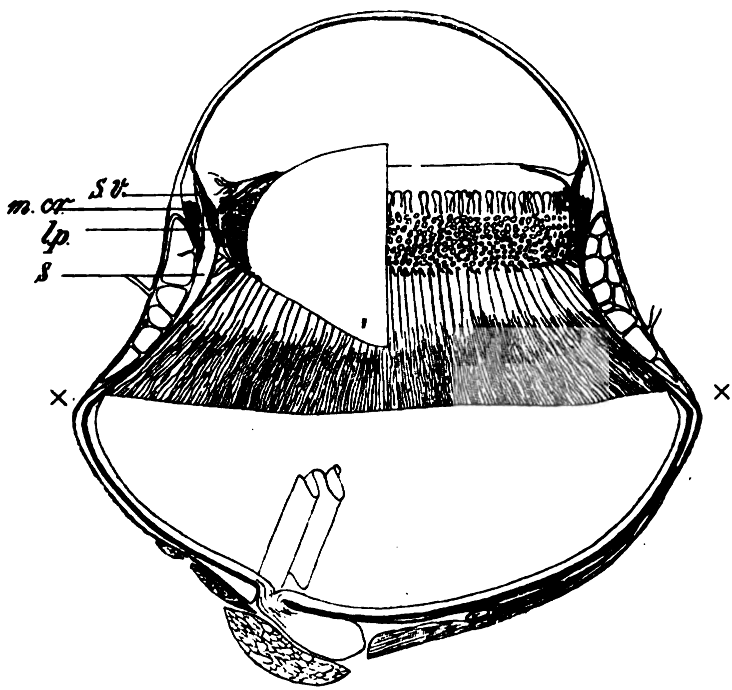
Die Linse habe ich im einen Auge in der Form, wie sie sich aus Fig. 3 ergibt, vorgefunden. Sie hat also am hinteren Pol eine ziemlich erhebliche Vorwölbung. Im anderen Auge findet sich sogar außerdem ein kleiner Buckel am vorderen Linsenpol. Ob dies Kunstprodukte sind, weiß ich nicht. Im allgemeinen konserviert die angewandte Flüssigkeit (Formolessigsäure) die Linse ganz gut. Rabl[1]), der viele Linsen von Vögeln untersucht hat, zeichnet die Linse von *Athene noctua* ohne diese Vorwölbungen; doch finden

1) C. Rabl, Über den Bau der Linse, II. Teil, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 65.

sich solche nach ihm bei einer ganzen Reihe von Vögeln, z. B. beim Hühnerhabicht. Dass nicht alle von Rabl gezeichneten Linsen der Wirklichkeit entsprechen können, ergibt sich aus seinen Abbildungen der Linsen von *Alauda arvensis* und *Hirundo rustica*. Bei diesen sind nämlich die Linsen vorn und hinten durch zwei planparallele Flächen begrenzt; solche „Linsen" aber können keine dioptrische Wirkung haben.

Für sicher halte ich, dass die Linse in Fig. 3 höchstens die Form der entspannten Linse hat. Dadurch erklären sich nämlich

Fig. 3.



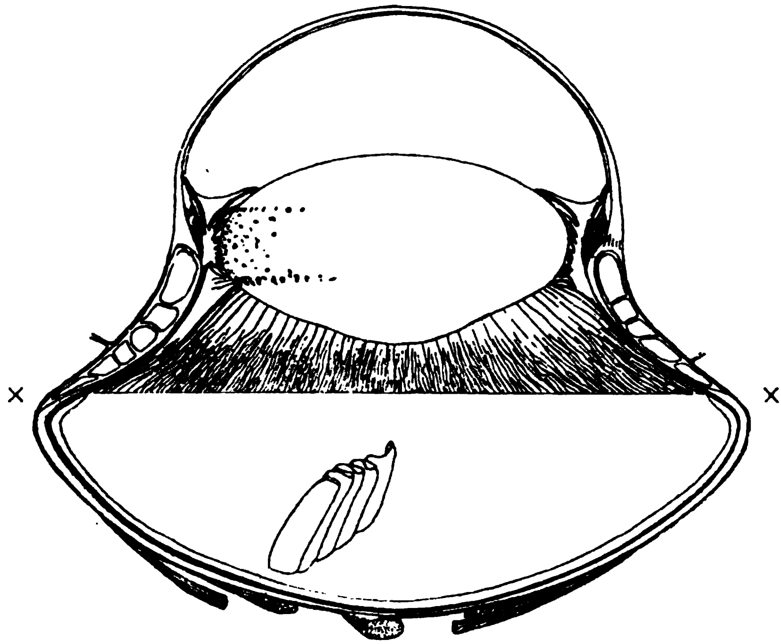
Vertikalschnitt durch das Auge von *Athene noctua*. Bei × Grenze der Retina. 4,5mal vergrößert.

einige Kunstprodukte in den Präparaten. Indem sie sich postmortal entspannte, ohne dass gleichzeitig ihre Befestigungsvorrichtung, das Corpus ciliare, nachgab, riss sie das ganze Corpus ciliare von der äußeren Augenhülle (Sklera und Cornea) ab, so dass zwischen beiden ein Spalt (Fig. 3 *s*) entstand. Dieser Spalt ist nämlich wegen seiner Größe zweifellos als Kunstprodukt zu betrachten und darf nicht mit dem Perichorioidealraum verwechselt werden. Gleichzeitig riss die Iris von der Cornea-Skleraverbindung ab, weshalb ihr äußerer Rand aufgefasert erscheint (s. Fig. 3 links). Das Ligamentum pectinatum (*l. p.*), dicht neben dem Sinus venosus

Schlemmii (*S. V.*) gelegen, erscheint hier als ein spongiöses Faserwerk (Fig. 3 links); es ist aber fraglich, ob dies nicht auch eine Folge der postmortalen Zerreißungen ist; vielleicht ist in Wirklichkeit nur ein mit der Iris und der Cornea in fester Verbindung stehender solider Fasernkranz vorhanden.

Alle diese Kunstprodukte scheinen mir auch von Soemmering gezeichnet zu sein. Gar kein Zweifel besteht, dass Beer in seinen Tafeln, die die Linsenbefestigung des Eulenauges zeigen sollen[1]). auch diese Kunstprodukte wiedergegeben hat. Denn hier steht die Iris in keiner Verbindung mit der Sklera, ebenso wie bei mir in der

Fig. 4.



Horizontalschnitt durch das Auge von *Athene noctua*. Bei × Grenze der Retina. 4,5mal vergrößert.

linken Hälfte der Fig. 3. (Beer's Ergebnisse über den Akkomodationsvorgang dürften durch diese Unrichtigkeit nicht wesentlich an Gültigkeit verlieren.)

In der rechten Hälfte der Fig. 3 ist das Corpus ciliare in derjenigen Lage zur Cornea und Sklera dargestellt, die wahrscheinlich die normale ist. Ebenso in Fig. 4, wo auch die Linse in etwas gespannter, abgeplatteter Form gezeichnet wurde, wie sie im Ruhezustande des Akkomodationsapparates etwa aussehen dürfte.

1) Th. Beer, Studien über die Akkomodation des Vogelauges. Pflüger's Arch. Bd. 53, 1896. Besonders Taf. VI u. VII.

Die Form der Ciliarfortsätze ist aus Fig. 3 rechts und Fig. 4 zu ersehen. Nach Entfernung der Linse (Fig. 3 rechts) erscheint das Corpus ciliare in der der Linsenperipherie anliegenden Zone mit Ciliarfortsätzen dicht benagelt. Sie berühren alle die Linse, Reste von ihnen haften auf der Linsenoberfläche in Fig. 4.

Das Pecten besteht aus einem in fünf Falten gelegten Blatte (Fig. 4). In Fig. 3 ist es gleich dem Sehnerven durch den Messerschnitt etwa halbiert. Die Eintrittstelle des Sehnerven in die Netzhaut ist in Fig. 4 nicht zu sehen, weil sie offenbar vom Pecten überdeckt wird.

Über die Chorioidea, die Sklera mit dem Skleraknochen, die Cornea mit ihren beiden für das Vogelauge charakteristischen Lamellen, den Crampton'schen Muskel und den Circulus venosus, über die Augenmuskeln etc. ist nichts Neues zu bemerken. Alle die genannten Teile sind in die Figuren eingezeichnet. —

Das geringe Übergreifen der Retina über die Bulbuskante hinweg auf die Seitenwand des Bulbus wird von funktioneller Bedeutung schwerlich sein. Abgesehen hiervon erscheint uns die Krümmung der Retina durchaus gewöhnlich und biologisch verständlich.

Eine andere Frage ist es mit ihrem Umfang, der gegenüber dem normalen Verhalten beträchtlich verkleinert ist. Merkwürdig gestaltet ist auch der Ciliarkörper. Soemmering hat ganz recht, wenn er sagt „corona ciliaris latissima“; tatsächlich scheint das Corpus ciliare außerordentlich verbreitert, oder nach der Hornhaut hin verlängert, wie man sich ausdrücken will. Verlängert erscheint aber auch die anliegende Augenwand, das ganze vordere Augensegment erscheint „fernrohrartig ausgezogen“, wie Wiedersheim sagt.

Ich sage sogar, wir haben in dem Eulenauge ein echtes Teleskopauge vor uns, wie bei manchen Tiefseeteleostiern und Tiefseecephalopoden, und meine, es handle sich hier um eine Konvergenzerscheinung erster Qualität.

Damit behaupte ich, die Ähnlichkeit zwischen dem Eulenauge und den gleichfalls teleoskopartig ausgezogenen Augen der Tiefseetiere sei nicht eine „zufällige“, sondern sie beruhe, wenn auch nicht auf gleichen, so doch auf ähnlichen Lebensbedingungen und Lebenserfordernissen. Es ist ein Parallelismus zwischen Form und Funktion, wie er ja in sehr vielen Fällen zum Ausdruck kommt.

Welches sind denn nun die ähnlichen Lebensbedingungen, denen sich das Auge der Nachtvögel in gleicher Weise wie das der Tiefseetiere (Fische und Cephalopoden) anpassen musste, um den Kampf ums Dasein zu bestehen?

In meiner Bearbeitung der Selachieraugen[1]) bin ich schon in

1) V. Franz, Zur Anatomie, Histologie und funktionellen Gestaltung des Selachierauges. Jenaische Zeitschrift Bd. 40, 1905, S. 825.

allergrößter Kürze darauf eingegangen. Hier will ich nochmals auseinandersetzen,

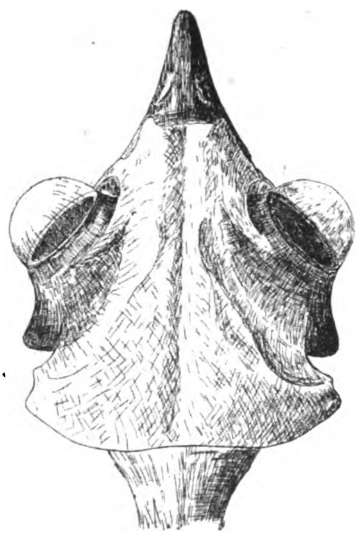
1. worin die morphologischen Ähnlichkeiten zwischen dem Eulenauge und dem Teleskopauge der Tiefseetiere bestehen.

2. welche Bedingungen bei Tiefseetieren dem Auge die Teleskopgestalt aufzwingen,

3. inwiefern Bedingungen und Erfolg beim Eulenauge die gleichen sind wie beim Fischauge.

1. Über die morphologischen Ähnlichkeiten kann ich mich kurz fassen. Sie sind anerkannt. Das wichtigste ist die „Röhrenform", die „Teleskopform" oder wie man sich ausdrücken mag. Eine weitere Übereinstimmung besteht in der Lage und Richtung des Auges. Beide Augen sind bei der Eule (Fig. 5) stark nach vorn, bei Tiefseefischen und -cephalopoden sogar einander parallel gerichtet, während sie sonst bei Vögeln und Fischen stark seitwärts gerichtet sind; und ebenso wie das Teleskopauge bei Fischen und Cephalopoden aus dem Körper weit hervorsteht, ist auch das Eulenauge eigentlich nur zur Hälfte im Kopfe gelegen (Fig. 5). Außerdem ist die Linse beim Eulenauge stark gewölbt, bei den Tiefseeaugen sogar kugelig, und die Hornhaut ist bei der Eule stark gewölbt, ähnlich wie bei Tiefseefischen und -cephalopoden. Nebensächlich sind einige Unterschiede: z. B, dass das Eulenauge durch Drehung des ganzen Bulbus in die Vorwärtsrichtung gestellt ist, das Teleskopauge der Tiefseefische aber, wie Brauer[1]) überzeugend nachweist, durch seitliches Auswachsen bezw. durch entsprechendes Aufwärtswachsen bei denen, welche aufwärts gerichtete Augen besitzen. Nebensächlich ist ferner, dass Iris und Retina im Eulenauge nicht so stark rück- bezw. umgebildet sind wie bei Tiefseetieren.

Fig. 5.



Kopf der Waldohreule (*Otus vulgaris*), abgebalgt. Natürl. Größe.

2. Die Bedingungen, welche dem Auge die Teleskopform aufzwingen, sind meines Erachtens von den Bearbeitern der Cephalopoden und Fische noch nicht richtig erkannt. Und doch sind sie

1) A. Brauer, Über den Bau der Augen einiger Tiefseefische. Verh. d. Deutsch. Zool. Gesellsch., 11. Vers., 1902.

wenigstens bei den Fischen leichter zu durchschauen als bei anderen Tieren mit Teleskopaugen. Ja wir müssen geradezu sagen, das Teleskopauge der Tiefseefische erschließt uns das Verständnis für die Teleskopaugen anderer Tiere, und zwar deshalb, weil vom Fischauge gewisse physikalische Daten feststehen. Ein etwas genaueres Eingehen auf den physikalisch-optischen Bau des Fischauges wird daher erforderlich sein, um schließlich auch den Bau des Eulenauges zu verstehen.

Es ist nicht genug zu rühmen, dass ein Physiker, L. Matthiessen, die Dioptrik tierischer Augen eingehend erforscht und in einer Reihe von Arbeiten behandelt hat[1]). Ihm verdanken wir u. a. die Erkenntnis, dass Form und relative Brechkraft (d. h. ihre Brennweite im Verhältnis zum Durchmesser der stets kugeligen Linse) bei Fischen konstant sind. Bei allen untersuchten Fischaugen hat daher das Verhältnis des Netzhautabstandes vom Linsenzentrum zum Linsenradius einen konstanten Wert und beträgt, von ganz geringfügigen Abweichungen abgesehen, nach Matthiessen 2,52. Worauf diese merkwürdige Konstanz beruht, das, meine ich[2]), kann man sich leicht denken, wenn man beachtet, dass diese Konstanz der Eigenschaften gerade bei Fischen, also bei den Tieren erreicht wird, welche als Wassertiere stark gewölbter Linsen und stark brechender Linsensubstanz am dringendsten bedürfen. Der Organismus schafft also, was er kann, mehr zu erreichen ist ihm aus inneren Gründen nicht möglich. Die in ihm liegende Potenz nützt er voll aus. Die kugelige Linse ist eben die stärkstgewölbte, die möglich ist, weil die festweiche, von einer elastischen Membran umspannte Linse naturgemäß nach der Kugelform strebt und ihre Abplattung bei anderen Tieren wohl stets in der peripheren Aufhängung an der Zonula Zinnii ihre primäre, wenn auch mechanisch oder vielleicht erblich fixierte Ursache hat. Und der Brechungsindex der Fischlinse ist wohl der höchste, den der Organismus aufzubringen vermag. Andere Tiergruppen, vielleicht die Arthropoden, bei denen Chitinsubstanzen verwendet werden, mögen ja stärker brechende Körper aufzubringen imstande sein. Die Zellen des Stratum corneum in der Haut des Menschen brechen das Licht gleichfalls stärker als Fischlinsen, doch wohl auf Kosten ihrer Durchsichtigkeit.

1) Siehe besonders: L. Matthiessen, Über die Beziehungen, welche zwischen dem Brechungsindex des Kernzentrums der Kristallinse und den Dimensionen des Auges bestehen. Pflüg. Arch Bd. 27, 1882. — Ders.: Über den physik.-opt. Bau des Auges der Cetaceen und Fische. Ibid. Bd. 38, 1886; Fortsetzung, ibid. Bd. 39, 1886. — Ders.: Die neueren Fortschritte in unserer Kenntnis von dem optischen Bau des Auges der Wirbeltiere, in Beitr. z. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg., Festschr. f. Helmholtz, Leipzig und Hamburg 1891. — Ders.: Beiträge zur Dioptrik der Kristallinse, VI. Zeitschr. f. vgl. Augenheilk., Bd. 5, 1893.

2) l. c. S. 784 ff.

Diese Erwägungen ermächtigen uns, die von Matthiessen an einigen Fischaugen gefundene Proportion bei den Augen anderer Fische zu postulieren. Die Fischlinse muss also stets einen ganz bestimmten Brechwert oder „Totalindex“ haben und zwar einen solchen, dass sie bei einem Radius r die Lichtstrahlen in etwa 2,25·2r mm Abstand von ihrem Zentrum sammelt. Etwa sage ich, denn Matthiessen's Ermittelungen lag die Annahme, dass die Fische emmetrop sind, zugrunde, während später ihre Kurzsichtigkeit erwiesen wurde. Indessen genügt eine sehr geringe Retraktion der Linse, um das im Ruhezustande kurzsichtige Fischauge auf Unendlich einzustellen, Matthiessen's Ergebnis wird also nicht wesentlich durch die eine falsche Voraussetzung alteriert.

So konnte ich auch Matthiessen's Ergebnis für das Selachierauge bestätigen, indem ich zwar nicht den Wert 2,52, aber 2,4 als Durchschnittswert für dieses Verhältnis fand; genug der Übereinstimmung, da ich nur fixierte Augen untersuchte. Es ist natürlich klar, dass dieser Durchschnittswert nicht genau genug ist, um ein Urteil darüber zu gestatten, ob die Selachier emmetrop, kurzsichtig oder weitsichtig seien. Er besagt aber, dass der Netzhautabstand von der Linse ein normaler ist, dass der Fisch deutliche Bilder aus den für Fische normalen Entfernungen empfangen kann, und im Falle einer Akkomodationsfähigkeit aus verschiedenen Entfernungen, wie die Teleostier.

Das gleiche Verhältnis gilt, wie von vornherein zu erwarten war, für die Teleskopaugen der Tiefseefische, und zwar genauer gesagt für die Hauptretina in diesen Augen, während die Nebenretina der Linse sehr viel näher liegt. Ich habe dies ermittelt, indem ich in den Zeichnungen, die Brauer in seinen bekannten wertvollen Mitteilungen[1]) gibt, Linsenradius und Netzhautabstand (Stäbchenschicht) maß, ihr Verhältnis (Netzhautabstand durch Linsenradius dividiert) berechnete und den Durchschnittswert dieses Verhältnisses ermittelte. Die Werte sind in der folgenden Tabelle enthalten.

Name	Linsenradius (mm)	Abstand der Netzhaut[2]) vom Linsenzentrum (mm)	Verhältnis des Netzhautabstandes zum Linsenradius
Argyropelecus affinis	2,4	5,8	2,4
Gigantura chuni	2,2	6 5	3,0
Dissomma	3,6	8,9	2,4
Dolichopteryx	3,3	7,0	2,1
Odonthostomus hyalinus	3,8	8,4	2,2
		Mittel:	2,5

1) A. Brauer, Über einige von der Valdiviaexpedition gesammelte Tiefseefische und ihre Augen. Sitz.-Ber. d. Ges. z. Bef. d. ges. Naturw. Marburg 1901. — Ders., l. c.

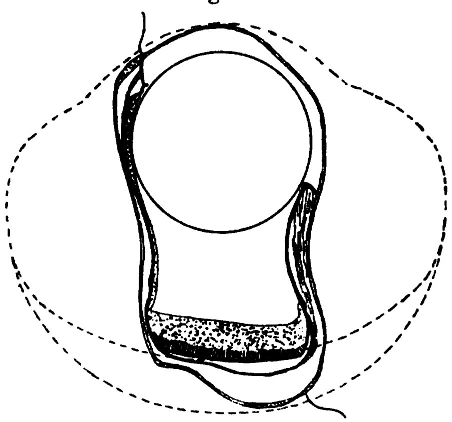
2) Leider enthält meine frühere Untersuchung (l. c. S. 759) einen störenden

Der Durchschnittswert ist also 2,5, mithin nicht anders als bei anderen Fischen. Mehr als eine durchschnittliche Übereinstimmung darf man wohl keineswegs verlangen, da die einzelnen Werte nur an Zeichnungen ermittelt sind, die nach fixiertem Material hergestellt wurden[1]).

Dieser Zahlenwert beweist, dass die Teleskopaugen der Tiefseefische gleich den Augen der Flachseefische auf deutliche Sehweite eingestellt sind.

Brauer allerdings, in Anlehnung an Chun's Ansicht über das Sehen der pelagischen Tiefseekrebse, meint, „infolge der großen Tiefe des Auges"[2]) müssten Zerstreuungskreise auftreten, die für das Sehen in großen Meerestiefen nützlich seien. Aber das Teleskopauge hat gar keine große Tiefe, die Tiefe ist nicht größer als bei anderen Fischaugen, es erscheint nur tiefer, weil zwischen Cornea und Augengrund nicht die gewöhnliche seitliche Ausbauchung vorhanden ist, sondern ein röhrenförmiges Stück. Würde man in einer Brauer'schen Zeichnung der Röhre seitliche Ausbauchungen ansetzen, so erhielte man die Umrissform eines normalen Fischauges, nicht aber ein Auge von großer Tiefe. Man erkennt das aus Fig. 6, in welcher ich den schematischen Umriss eines normalen Fischauges auf eine Brauer'sche Zeichnung projiziert habe.

Fig. 6.



Teleskopauge von *Argyropelecus affinis*, nach Brauer. In punktierter Linie ist darauf der Umriss eines normalen Fischauges projiziert.

Hiermit soll keineswegs gesagt sein, dass das Teleskopauge der Fische etwa durch Wegschneidung der seitlichen Ausbauchungen entstanden sei.

Wie es entwickelungsgeschichtlich entsteht, hat ja Brauer aufs trefflichste gezeigt.

Druckfehler, indem in der entsprechenden Tabelle für Selachier an dieser Stelle Netzhautzentrum statt Netzhaut steht.

1) Ich (l. c. S. 825) gab früher den Wert 2,4, nicht 2,5 für die Teleskopaugen an, weil ich das Auge von *Bathytroctes* wegen seiner noch stark an das Seitenauge erinnernden Gestalt nicht mit eingerechnet hatte. Natürlich ist dies ganz ohne Belang.

2) l. c. (Verhandl. 1902) S. 44.

Warum aber die Röhrenform? Es ist nach dem Voraufgegangenen klar, dass einfach eine falsche Problemstellung vorliegt. wenn man die große Tiefe der Augen erklären will. Die Tiefe des Auges als solchen ist normal, man muss vielmehr suchen. das Fehlen der seitlichen Ausbauchungen zu erklären. Denn ein Auge ohne seitliche Ausbauchung zu schaffen, das war. in der bequemen teleologischen Ausdrucksweise gesagt, der offenbare Zweck der Natur, den sie beim Fischauge auf die von Brauer beschriebene Weise erreichte.

Hier ist zu bedenken, dass unter den Fischen nur Tiefseefische die röhrenförmigen Augen besitzen, und zwar stets nur recht kleine Formen.

(Schluss folgt.)

Die biologische Bedeutung des Silberglanzes in der Fischhaut.

Von Dr. V. Franz (Helgoland).

Für sehr dankenswert halte ich die in M. Popoff's Aufsatz „Fischfärbung und Selektion“ (Biol. Centralbl. 1906, S. 272—282) gegebene Anregung, einmal die Farben der Fische und insbesondere den so weit verbreiteten Silberglanz ihrer Bauchseite unter dem Gesichtspunkte der Zweckmäßigkeit zu betrachten. Für sehr dankenswert halte ich auch den Hinweis dieses Autors auf die eigentümlichen Sehverhältnisse der Fische und auf die Beleuchtungsverhältnisse des Wassers; beides wichtige Momente, deren Berücksichtigung bei einem Versuche, die Fischfärbung biologisch zu erklären, wohl unumgänglich nötig ist.

Die Sehverhältnisse der Fische betreffend meint Popoff sehr einleuchtend, die seitliche Stellung der Augen, die Unbeweglichkeit des Kopfes, die nicht besonders große Beweglichkeit der Augen und das Wasserleben bringen es mit sich, dass die Fische die Wasseroberfläche und die höheren Wasserschichten immer nur unter einem gewissen Winkel sehen. Und für das Aussehen der Wasseroberfläche kommen, worauf gleichfalls Popoff hinweist, nicht direkt die in das Wasser eindringenden Sonnenstrahlen in Betracht, sondern die, welche in das Wasser eingedrungen sind und dann durch die im Wasser suspendierten Partikelchen aufwärts reflektiert werden. Diese nämlich und nur diese sieht der Fisch an der Oberfläche des Wassers gespiegelt, weil er die Oberfläche nur unter einem Winkel sieht, bei dem die Erscheinung der Totalreflexion auftritt.

Weiter meint Popoff, ein Fisch werde stets nur den Bauch und die Seiten der von ihm verfolgten Beutefische zu sehen bekommen, denn „die in der gleichen Wasserschicht schwimmenden

Fische werden zwar ganz gesehen, aber diesen letzten Fall können wir ganz außer acht lassen, da es bekannt ist, dass in derselben Wasserschicht fast nur gleich große Fische schwimmen, die als Nahrung ihresgleichen gar nicht in Betracht kommen, weil die größeren Fische, welche die kleineren verfolgen, gewöhnlich auch tiefer schwimmen und dadurch ihre Beute immer unter einem ziemlich großen Winkel sehen." Weil nun für das Auge des Fisches an der Wasseroberfläche Totalreflexion auftritt, „sieht er auch die Wasseroberfläche vorwiegend mehr oder minder silberglänzend"[1]), und der auf diese Fläche projizierte, gleichfalls silberglänzende Bauch des Beutefisches hat also eine höchst zweckmäßige Schutzfärbung.

In diesen letzten beiden Punkten kann ich jedoch dem Verfasser nicht beistimmen. Abgesehen davon, dass die Dinge in der Natur überhaupt nicht so einfach liegen werden, wie es nach der theoretisch gehaltenen Darstellung Popoff's erscheinen könnte, ist es zunächst einmal durchaus unrichtig, dass die kleineren Fische stets in höheren Wasserschichten schwimmen sollen, als ihre größeren Verfolger. In vielen Fällen steht sogar das Gegenteil durch Beobachtungen fest. Ein Häringsschwarm, der sich nahe der Meeresoberfläche bewegt, entweicht vor einem verfolgenden Fische nach unten. Wahr ist allerdings, dass ganz junge Fische sich häufig in großer Nähe der Wasseroberfläche aufhalten, dass ferner gerade manche kleineren Arten sich mit Vorliebe weit oben, vielleicht in der Sonnenwärme, tummeln, und dass größere Fische auch größere Meerestiefen aufsuchen. Hieraus aber zu folgern, dass die Fische ganz allgemein ihre Beute in den jeweils höheren Wasserschichten suchen müssten, scheint mir sehr gewagt, und wäre es richtig, dann, meine ich, hätten die Fische auch aufwärts gerichtete Augen.

Die zweite mir fraglich erscheinende Ansicht Popoff's betrifft das Aussehen der Wasseroberfläche, das nach Popoff infolge der an ihr statttfindenden Totalreflexion silberglänzend sein soll. Ich halte das für unrichtig. Totalreflexion heisst nicht auf Deutsch Silberglanz. Vielmehr wird die Wasseroberfläche nicht nur eines moorigen oder lehmhaltigen Gewässers, in dem viel bräunliche Körperchen suspendiert sind, eben infolge der an ihr reflektierten bräunlichen Strahlen von unten gesehen bräunlich erscheinen, sondern ebenso auch die Oberfläche eines klaren Gewässers mit bräunlichem Modergrund, grün wird sie dagegen aussehen bei mit grünen Pflanzen bewachsenem Grunde oder wenn viele grüne Algen im Wasser treiben etc. Silberglänzend wird sie nur erscheinen, wenn entweder nur weiße Strahlen aus der Wassertiefe reflektiert werden, oder aber

1) Von mir durch gesperrten Druck hervorgehoben.

Strahlen von allen Farben, durch deren Mischung ein starkes weißes Leuchten, also Silberglanz entstehen könnte. Beide Fälle dürften jedoch kaum je vorkommen. Bei klaren, aber sehr tiefen Gewässern kann die Farbe des Grundes natürlich nicht in Frage kommen, hier werden die aufwärts reflektierten Lichtstrahlen, die die Farbe der Wasseroberfläche bedingen, nur vom Wasser selbst zurückgeworfen, in diesem Falle aber wird die Oberfläche nicht silberglänzend aussehen, sondern blau oder grünblau, je nachdem, welches die Eigenfarbe des Wassers ist. Dieser Fall wird stellenweise in tiefen Seen verwirklicht sein, ebenso im Meere, obwohl auch hier bis zu ziemlich erheblicher Tiefe des Grundes die Farbe des Bodens für die Farbe des Wassers mitbestimmend ist.

Ich kann also die Erklärung, die Popoff für die Bedeutung des silberglänzenden Fischbauches gibt, nicht für zutreffend erachten. Zu einer besseren, wie ich glaube, komme ich auf Grund der beiden von dem Autor gefundenen Momente, der Sehverhältnisse der Fische und der Beleuchtungsverhältnisse des Wassers.

Wenn für den Fisch die Wasseroberfläche infolge der seitlichen Augenstellung nur die Bedeutung eines Spiegels für die aus der Wassertiefe kommenden Lichtstrahlen hat, wie kann dann die Natur einem anderen Fische einen besseren Schutz vor Verfolgung geben, als indem sie ihm eine gleichfalls spiegelnde Bauchseite gibt? Ich denke hierbei natürlich nicht an einen vollkommenen Spiegel, der deutliche Bilder zurückwirft, sondern nur an eine stark reflektierende Fläche, die gewiss häufig noch infolge des Schuppenbaues und der Bewegungen des Fisches schillert, dadurch aber der von nahe gesehenen Meeresoberfläche nur noch ähnlicher wird. Eine derartig bekleidete Bauchseite des Fisches wird offenbar ebenso gefärbte Strahlen reflektieren wie die Wasseroberfläche, der Fisch wird grünlich erscheinen in grün erleuchteten Gewässern, bräunlich in braun erleuchteten, und wenn er auch kaum je ganz unsichtbar wird, so wird er doch schwerer zu erkennen sein und manchem Auge der Verfolger entgehen.

Der Silberglanz des Fischbauches hat nämlich als solcher gar keine Farbe, ebensowenig wie ein Spiegel. Nur wird er, sobald Strahlen von allen Farben auf ihn treffen, um so eher weißlich schimmern, je weniger vollkommen die erzielte Spiegelwirkung ist, je mehr also die reflektierten Lichtstrahlen miteinander interferieren und so die Mischfarbe weiß bilden. Mithin ist der Silberglanz tatsächlich nur dann vorhanden, wenn sich die hellen Strahlen des Tages in ihm reflektieren, andernfalls kann der Fischbauch durch Reflexion anders gefärbter Strahlen je nach den Umständen jede Farbe annehmen. Am uneingeschränktesten gilt dies natürlich für solche Fische, die einen außerordentlich stark reflektierenden Glanz

haben, wie z. B. für den Häring und den Sprott; aber auch bei anderen Fischen kann man sich in Aquarien leicht davon überzeugen, dass sich die Farbe ihres Bauches verdunkelt und ändert, wenn dunkle Lichtstrahlen vom Grunde her auf denselben fallen. Freilich wird unter den künstlichen Lebensbedingungen die Erscheinung oft beeinträchtigt, da Lichtreflexe von den Glaswänden des Aquariums störend wirken. Dennoch ist sie unzweifelhaft. Der silberglänzende Fischbauch bietet somit ein Beispiel von Schutzfärbung, wie es günstiger gar nicht ausgedacht werden kann. Ein Bodenfisch mit dem prachtvollsten Farbenspiel der Chromatophoren, der das Chamäleon vielleicht noch weit übertrifft, bleibt ein Stümper gegen einen pelagischen Fisch, dessen silberglänzendes Schuppenkleid je nach Erfordernis von selbst seine Farbe wechselt.

Dass sich diese auffallende Schutzanpassung bei den Fischen entwickeln musste, erklärt sich wohl aus der unbeschränkten Bewegungsfreiheit dieser Tiere, denen im großen Maße ein weiter Wechsel des Ortes und der Wassertiefe ermöglicht ist. Andere Wassertiere führen entweder eine mehr bodenständige Lebensweise, welche sie übrigens mit vielen, daher auch nicht silberglänzenden Bodenfischen teilen, oder ihr ganzer Körper ist gleich dem Wasser selbst mehr oder minder durchscheinend, so dass sie hierin einen Schutz haben. Bei Land- oder Lufttieren aber wäre der Silberglanz ein Unding, weil hier die Beleuchtungsverhältnisse ganz andere sind. Sobald nicht Büsche oder Bäume, sondern das Himmelslicht aus ihrer Körperoberfläche hervorleuchten würde, müssten sie die Aufmerksamkeit ihrer Verfolger auf sich lenken. Der Rücken und die Seiten der Fische würden aus dem gleichen Grunde im Silberglanz einen schlechten Schutz haben, da die Strahlen des Tageslichtes darauf treffen können. Deshalb sehen wir auch nur die Bauchseite der Fische durch den Silberglanz ausgezeichnet. Von oben gesehen, hebt sich ein Fisch infolge der dunklen Rückenfärbung oftmals fast gar nicht von seiner Umgebung ab, das weiß jeder, der an Teichen und Bächen Beobachtungen gemacht hat. Die Seite des Fisches ist durch ihre Dunkelfärbung stets mindestens zweckmäßiger ausgerüstet, als wenn sie glänzte und helles Licht stark reflektierte. Am vollkommensten dürfte sie noch in dicht bewachsenen Gewässern oder nahe am Grunde ihre Anpassung bewähren, weil sie sich hier auf einen im allgemeinen ähnlich gefärbten Hintergrund projiziert.

Nun finden sich aber Variationen in der silberglänzenden Färbung der Bauchseite verschiedener Fische, Schwankungen nach Stärke und Art des Glanzes. Popoff hat sie zu erklären versucht, und ich muss versuchen, auch von meinem Standpunkte aus diesen Tatsachen gerecht zu werden.

Zunächst, dass Bodenfische des silbernen Glanzes fast gänzlich zu entbehren pflegen, wurde schon oben erwähnt und ist durchaus verständlich. Er würde sie ja nur verraten, weil sie von oben her von hellem Lichte getroffen werden. Daher sehen wir nicht nur die am Boden lebenden Cottiden und Gobiiden in zwar oftmals prächtigem, aber glanzlosem Kleide, nicht nur die dem Boden glatt anliegenden Pleuronectiden (Scholle, Flunder, Butt, Zunge etc.) — bei allen diesen ist übrigens die Fähigkeit des Farbenwechsels durch Veränderungen der Chromatophoren brillant ausgebildet, vermutlich deshalb, weil der Meeresboden auf weite Strecken hin gleichartig gefärbt ist und die Fische sich nicht günstige Zufluchtsorte wählen können, wie die Landtiere — nicht nur die platten Rochen, die aalartigen Höhlenfische und viele andere sind dunkel gefärbt, sondern auch die Haie, die zwar tüchtige Schwimmer sein sollen, aber doch häufig auch lange am Boden liegen und anscheinend ausruhen.

Natürlich aber ist es auch bei jedem einzigen Fische mit silberner Bauchseite denkbar, dass gelegentlich der Silberglanz den Beutefisch verrät, sei es infolge besonderer Schwenkungen des Verfolgten oder des Verfolgers oder im Falle besonders heller Lichtreflexe von unten her.

Am allerwenigsten wird diese Gefahr solchen Fischen drohen, die häufig in den höheren, der Oberfläche nahen Wasserschichten verweilen. Denn jede Welle und Woge des Wassers ändert schon die Lichtbrechungsverhältnisse, die Meeresoberfläche wird also, von unten aus großer Nähe gesehen, noch am wenigsten ein wirklicher Spiegel sein, oftmals werden vielmehr Licht- und Sonnenstrahlen an verschiedenen Stellen auftauchen und verschwinden. In solcher Umgebung kann der Silberglanz der Fische, selbst wenn er ab und zu für Momente das Sonnenlicht reflektiert, nicht besonders schädlich wirken. Darum sehen wir in diesen Fällen den Silberglanz sich weit auf die Seiten des Fisches hinauf erstrecken; als Beispiele seien die Scomberiden (z. B. Makrele) und besonders die äußerst starkglänzenden Clupeiden (z. B. Häring) genannt.

Im Gegensatz zu diesen Fischen stehen solche, deren Silberglanz, obwohl vorhanden, durch farbige Beimischungen merklich abgeschwächt ist. Dies gilt namentlich von vielen Süßwasserfischen, die häufig bräunlich, grünlich und gelblich schillern. Bräunlich ist z. B. die Forelle gefärbt, grünlich namentlich der Hecht, der Zander, gelblich sind alle diese Fische auf ihrer schillernden Unterseite, und ganz besonders deutlich tritt diese Gelbfärbung bei den Perciden (Barsch, Kaulbarsch) hervor.

Popoff meint in seiner Arbeit, „die in trübem Wasser, in Teichen und Flüssen mit schlammigem Boden lebenden Fische weisen einen gelblichen Schleier in der Färbung auf, weil in allen

diesen Fällen bei der Totalreflexion die mattsilberglänzende Wasseroberfläche durch einen gelblichen Schleier gedämpft wird". Nach meiner Auffassung aber müsste man glauben, auch in trübem Wasser könne ein Fisch mit silberglänzender Bauchseite keinen besseren Schutz haben als eben diesen, der in einer spiegelnden Haut besteht. Wenn wir nun doch eine Farbenbeimischung auftreten sehen, so müssen hier wohl Fälle vorliegen, in denen der Fisch nicht nur ein jeweils dem Wasser ähnliches Aussehen bekommen „soll", sondern auch oftmals ein solches, das an feste Gegenstände im Wasser, wie Pflanzen, Wurzeln, etc. erinnert und dadurch den Verfolger täuscht. Sie würden also die ersten Anfänge von Übergängen zu den Bodenfischen oder Fischen wie Seepferd, Seenadel etc. repräsentieren, die hinsichtlich ihrer Färbung an ihre Umgebung in typischer Weise angepasst sind. Ähnlich dürfte sich der bläuliche Schimmer von *Lucioperca* erklären, von dem Popoff spricht, und der als Schutzfärbung in den bläulich erleuchteten Tiefen klarer Seen erklärlich ist. Die beiden Bestrebungen: Farbenschutz und Glanzschutz würden in diesen Fällen miteinander interferieren. Allerdings muss ich zugeben, dass dies letztere eine ad hoc erfundene Hypothese ist. Unerklärt bleibt mir übrigens z. B. die Tatsache, dass von zwei an der Meeresoberfläche lebenden Fischen, *Gadus virens* und *Scomber scomber*, der erstere sehr stark glänzend ist, während der letztere trotz der anscheinend gleichen Lebensbedingungen eine durchaus trübe Färbung aufweist. Da die Dämpfung des Glanzes wohl sicher ausnahmslos durch Chromatophoren hervorgebracht wird und durch Änderung des Kontraktionszustandes der Chromatophoren eine Änderung der Färbung erzeugt werden kann, so ist es ganz erklärlich, dass verschiedene äußere Bedingungen nicht nur bei verschiedenen Gattungen, Arten und Individuen verschiedene Färbungen bedingen, sondern dass die Färbung eines Individuums sogar sich ändern kann, wenn man es in veränderte Bedingungen versetzt. Das charakteristischste Beispiel hierfür liefert wohl eine bei Helgoland häufige Varietät des Dorsches, die in Anpassung an die rote Farbe des Tonfelsens eine über und über fast ziegelrote Färbung angenommen hat, im Aquarium jedoch, wo die diese Färbung erfordernden Bedingungen fehlen, allmählich mehr und mehr abblasst.

Einen Prüfstein für die von mir in dieser Arbeit vertretene Ansicht, der Silberglanz der Fische habe die Bedeutung etwa eines Spiegels, werden die Tiefseefische bilden. Es dürfte ein besonderer Vorzug meiner Ansicht sein, dass sie sich auch für Tiefseefische bewährt und, wie ich glaube, zum ersten Male die eigentümlichen Färbungsverhältnisse dieser Tiere einer biologischen Erklärung näher führt. Die Erklärung kann freilich nur in ganz allgemeinen Zügen gehalten sein, nicht für jeden Fall kann eine

besondere Erklärung gesucht und gefunden werden, denn die Lebensbedingungen der Tiefsee kennen wir im einzelnen so gut wie gar nicht. Immerhin wird von meinem Standpunkte aus eine umfassendere Erklärung möglich sein, als sie bisher je versucht wurde.

Wenn nämlich Popoff sagt, „die in den Meerestiefen lebenden Fische werden eine gleichmäßige Färbung haben, weil die nötigen Bedingungen, welche die Verteilung der silberglänzenden Färbung bewirkt haben, dort gänzlich fehlen," so ist das zweifellos richtig. aber „warum die hellen Farben bei den Tiefseefischen nicht vertreten sind", dafür gibt der Autor keine Erklärung.

Man spricht gewöhnlich von der dunklen, schwarzen Färbung der Tiefseefische und zwar gewiss insofern mit Recht, als diese die bei den Tiefseefischen vorherrschende sein dürfte. Außer schwarzgefärbten Tiefseefischen gibt es aber auch andere, einige weisen z. B. einen sehr starken Silberglanz auf, und diese wollen wir zunächst betrachten.

Es gibt Übergänge zwischen dunkler gefärbten Fischen, die der Oberfläche näher leben, und helleren, bei denen sich der Silberglanz an den Seiten weiter hinauf erstreckt und die auch in größeren Tiefen leben. *Gadus virens*, *Gadus morrhua* und *Gadus aeglefinus* bilden etwa eine derartige Reihe von immer stärker glänzenden, zugleich durchschnittlich immer tiefer lebenden Vertretern der Gadiden. Im Süßwasser kann man bei den Salmonidenarten und -varietäten ganz Entsprechendes konstatieren. Verständlich ist die Tatsache durchaus, denn in größerer Tiefe ist das von oben her eindringende Licht geringer, sowohl absolut als auch im Verhältnis zu dem vom Wasser selbst seitlich reflektierten, die Dunkelfärbung des Rückens wird sich also bei größerer Wassertiefe auf eine immer schmälere Region des Rückens beschränken können. Der Fisch wird sogar um so besser geschützt sein, je mehr er allseitig reflektiert und mithin jeweils das Aussehen seines Elements annimmt. Die Vorbedingung zur Ausbildung eines starken Silberglanzes bei echten Tiefseefischen ist damit gegeben. Er wird im ewig Dunkeln zwar zunächst nicht nützlich sein — nützlich ist er aus den eben genannten Gründen nur an der Sehgrenze — aber auch nicht schädlich. In einem bestimmten, bei Tiefseefischen oftmals realisierten Falle aber kann er auch nützlich werden: nämlich beim Vorhandensein von Leuchtorganen. Es mag sein, dass mancher Tiefseefisch das Licht seiner eigenen Leuchtorgane reflektiert und mithin in verstärktem Glanze erstrahlt, oder dass er von anderen Fischen beleuchtet wird; es könnte sich dabei um die Anlockung des anderen Geschlechts, um die Anlockung von Beutetieren handeln — oder sollte es unmöglich sein, dass eine Schreckwirkung wie bei den Schreckfarben vieler Insekten erzielt wird? Das sind freilich nur

sehr unbestimmte Ideen, denen erst durch weitere Spezialforschungen ein sicherer Boden gegeben werden kann, die ich aber nicht unausgesprochen lassen will, da wohl etwas Richtiges an ihnen sein wird.

Was nun die tiefschwarz oder wenigstens dunkel gefärbten Tiefseefische betrifft, so stehen sie offenbar im schärfsten Gegensatz zu den bisher besprochenen. Dort wie hier werden Leuchtorgane und Färbung im Zusammenhange stehen. Es ist klar, dass es keinen besseren Schutz vor dem Beleuchtetwerden geben kann, als eine glanzlose, tiefschwarze Färbung, und ebenso klar ist es, dass Leuchtorgane auf schwarzem Hintergrunde ihre Anordnung am allerdistinktesten erkennen lassen werden.

Die so unendlich findige Natur hat nun auch manchem Tiefseefisch ein Schuppenkleid gegeben, auf welchem dunkles Schwarz und heller Glanz abwechselnd nebeneinander prangen. Solche Einzelheiten verstehen zu wollen, müssen wir uns naturgemäß heute noch versagen, nur auf die Spur ihrer dereinstigen Erklärung wollte ich hinweisen, auf die Anschauung, dass der Silberglanz der Fische das Licht stark reflektiert und dass er mithin etwa die Bedeutung eines Spiegels hat.

Herrn Prof. Dr. Fr. Heincke sage ich meinen verbindlichsten Dank für die Durchsicht des Manuskripts.

Helgoland, 4. Dezember 1906.

Wilhelm Ostwald. Leitlinien der Chemie.

Sieben gemeinverständliche Vorträge aus der Geschichte der Chemie. Leipzig, Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H., 1906, kl. 8°, VI + 308 S.

Man braucht sich nur des Ausspruchs von W. Pfeffer zu erinnern, dass man von den Lebewesen nicht verlangen kann, dass sie sich durchaus so verhalten sollen, wie wir es von ihnen auf Grund unserer jeweiligen physikalisch-chemischen Kenntnisse erwarten, um die ganze Abhängigkeit der gesamten Biologie von der physikalisch-chemischen Erkenntnis vor sich zu haben. In der Tat sieht man den einfachsten physiologischen Versuchsanordnungen wie den „vitalistischesten“ Hypothesen des Lebens die Physik und Chemie ihrer Zeit — richtiger gesagt die Physik und Chemie ihrer Urheber an. Wenn nicht früher, dann bei ihrem Untergang, der nur selten durch biologische Entdeckungen, meistens durch Änderung der physikalisch-chemischen Erkenntnis verursacht wird; wie anderseits das schließliche Durchdringen folgenschwerer biologischen Protothesen meistens durch ihre spätere indirekte Bestätigung auf physikalisch-chemischem Gebiet zu erfolgen pflegt.

Dadurch kommt — so paradox es zunächst auch klingen mag —. dass die Biologie an einer leicht zugänglichen Darstellung der modernsten Anschauungen in der Physik und Chemie fast ein größeres Interesse hat als diese selbst.

Das kleine Buch Ostwald's, dessen Titel diesem Bericht voransteht, vermittelt die modernste Chemie in einzigartig abgeklärter Weise. Es wird keinen Biologen, sei er Vitalist oder Materialist, Energetiker oder Eklektiker, geben, der es nicht mit dem größten Genuss lesen und die reichste Anregung aus ihm empfangen wird. Sei es um auf dem eingeschlagenen Weg zu beharren, sei es um seine Ansichten einer Revision zu unterziehen.

Dem Morphologen nachahmend zerlegt Ostwald die Chemie in „Querschnitte“, um dann durch die geschichtliche Entwicklung der vorgefundenen Begriffe zu zeigen, wie sie sich nunmehr uns darbietet. Wie die Entdeckungen, welche die wichtigsten Fortschritte in der Erkenntnis der Grundgesetze in sich bargen, von der wissenschaftlichen Welt — mitunter von den Entdeckern selbst sogar — missverstanden, dann sekretiert, unterdrückt wurden; wie die schließlich erreichten Begriffe, sich dem Vollkommenen, von allen zufälligen Bestandteilen befreiten, nähern, es jedoch niemals erreichen, sind seine Leitmotive!

Eine Inhaltsübersicht zu geben, will der Berichterstatter gar nicht versuchen, denn die „Querschnitte“ sind die Mikroprojektion der (augenblicklichen) Chemie selbst und kein Mensch könnte das in ihnen enthaltene kürzer, übersichtlicher, anschaulicher und leichter verständlich darstellen.

Sollte einem derartigen Werke gegenüber eine Bemerkung überhaupt statthaft sein, so wäre sie die, dass der Name des Verfassers bei den vielen und wichtigen Dingen, die er gefunden und bei passender Gelegenheit erwähnt, ungenannt geblieben ist. Der mit den Tatsachen weniger Vertraute kann ja so nur unvollkommen erkennen, dass eben von Ostwald im höchsten Grade gilt, was er in diesem Buch über Jakob Berzelius geschrieben: „Seine Größe bestand wesentlich darin, dass er die vereinzelten Tatsachen, die der Tag brachte, mit anderen, deren Ähnlichkeit bis dahin übersehen worden ist, in Zusammenhang zu bringen und das grundsätzlich Allgemeine an ihnen in klarer und entwickelungsfähiger Form auszusprechen wusste.“

Aristides Kanitz. Leipzig.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der kgl. bayer. Hof- u. Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik — Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

XXVII. Bd. 1. Mai 1907. № 10.

Die Bedeutung der papillösen Laubblattepidermis für die Lichtperzeption.

Von G. Haberlandt.

Mit 1 Textfigur.

I.

Die Perzeption der Lichtrichtung seitens des transversal-heliotropischen Laubblattes wird nach der von mir begründeten Auffassung durch die obere Epidermis der Blattspreite vermittelt. Insbesondere sind es die mit vorgewölbten Außenwänden versehenen Epidermiszellen, welche dazu in hervorragendem Maße geeignet sind: sie stellen lichtkonzentrierende Sammellinsen vor. Bei senkrechtem Lichteinfall entsteht in der Mitte der Innenwand jeder Zelle, die von der lichtempfindlichen Plasmahaut bedeckt ist, ein hell erleuchtetes Mittelfeld, das von einer dunklen Randzone umgeben ist. Bei schrägem Lichteinfall rückt das helle Mittelfeld zur Seite, die dunkle Randzone wird einerseits schmäler, andererseits breiter. Diese Änderung der Intensitätsverteilung des Lichtes wird als tropistischer Reiz empfunden, der jene Bewegungen des Blattstieles auslöst, welche die Spreite in die günstige Lichtlage zurückführen.

Das W e s e n t l i c h e dieser Auffassung besteht nun n i c h t in der Annahme, dass das bei senkrechtem Lichteinfall, d. i. in der heliotropischen Gleichgewichtslage hell beleuchtete Mittelfeld der

Plasmahaut auf hohe, die ringsum gleich breite dunkle Randzone dagegen auf geringe Lichtintensität abgestimmt ist. Auch ist es für meine Auffassung nicht wesentlich, dass gerade das Mittelfeld hell beleuchtet, die Randzone dagegen verdunkelt wird. Entsprechende optische Einrichtungen vorausgesetzt, könnte ebensogut die umgekehrte Intensitätsverteilung des Lichtes die Laubblattspreite über die Richtung des einfallenden Lichtes orientieren.

Das Wesentliche der Theorie besteht vielmehr darin, dass die Änderung der Intensitätsverteilung des Lichtes auf den Innenwänden, die Umwandlung der zentrischen in eine exzentrische Lichtverteilung als tropistischer Reiz empfunden wird. Die Unterschiedsempfindlichkeit der Plasmahäute ist es, auf die es in erster Linie ankommt[1]).

Der experimentelle Beweis für die Richtigkeit der vorgetragenen Auffassung war durch vollkommene Ausschaltung der Linsenfunktion der papillösen Epidermiszellen zu erbringen. Dies geschah zunächst durch Untertauchen der Blätter unter Wasser, dessen Lichtbrechungsvermögen ungefähr ebenso groß ist, wie das des wässerigen Zellsaftes. Die Versuche wurden mit den Blättern von *Humulus Lupulus*, *Ostrya vulgaris*, *Begonia discolor* und *Tropaeolum majus* angestellt[2]). Waren die Blattstiele auf geeignete Weise verdunkelt, so zeigten die schräg beleuchteten, untergetauchten Blattspreiten nicht die geringste Neigung, in die günstige Lichtlage einzurücken, sie konnten die Lichtrichtung nicht perzipieren. Da gegen diese Art der Versuchsanstellung Einwände erhoben wurden, so habe ich den Versuch in der Weise abgeändert[3]), dass nur die Oberseite der Blattspreite mit Wasser benetzt und dann mit einem dünnen Glimmerplättchen bedeckt wurde; die Unterseite und der Blattstiel dagegen waren nach wie vor von atmosphärischer Luft umgeben. Als Versuchsobjekte dienten jugendliche Pflänzchen von *Begonia semperflorens*. Bei schräger Beleuchtung in der heliotropischen Kammer war das Ergebnis folgendes: nur die unbenetzten Blattspreiten konnten in die neue fixe Lichtlage einrücken, die benetzten waren dies nicht imstande. Letztere zeigten nach vier Tagen noch dieselbe Lage wie zu Beginn des

---

1) Dementsprechend habe ich in der „Zusammenfassung" meiner Theorie (die Lichtsinnesorgane der Laubblätter, Leipzig 1905, p. 120ff.) sowie in einer späteren Mitteilung (Über einen experimentellen Beweis für die Bedeutung der papillösen Laubblattepidermis als Lichtsinnesorgan, Ber. d. d. bot. Ges. 1906, p. 361) die verschiedene Reizstimmung der Mittelfelder und der Randpartien der Plasmahäute überhaupt nicht erwähnt.

2) Vgl. die Lichtsinnesorgane der Laubblätter, p. 86ff.

3) Vgl. G. Haberlandt, Ein experimenteller Beweis für die Bedeutung der papillösen Laubblattepidermis als Lichtsinnesorgan, Berichte d. d. bot. Gesellsch. 1906, p. 361ff.

Versuches. Ich erblicke darin einen experimentellen Beweis für die Richtigkeit meiner Auffassung.

In einer vor kurzem in dieser Zeitschrift erschienenen Arbeit teilt H. Kniep[1]) die Ergebnisse von ähnlichen Versuchen mit, die er mit den Laubblättern von *Tropaeolum minus*, *Begonia discolor* und *heracleifolia* angestellt hat. Behufs Ausschaltung der Lichtkonzentration durch die papillösen Epidermiszellen benetzte er aber die Oberseite der Blattspreiten nicht mit Wasser, sondern mit Paraffinöl, dessen Brechungsexponent 1,476 betrug, also den des Wassers, resp. Zellsaftes um 0,143 übertraf. Aus der Tatsache, dass auch die mit Paraffinöl bedeckten Blattspreiten trotz Verdunkelung der Blattstiele mehr oder minder vollkommen in die fixe Lichtlage einzurücken vermochten, zieht Kniep die Folgerung, „dass die Linsenfunktion der oberen Epidermiszellen für den Sinn der Reaktion der untersuchten Laubblätter keine Bedeutung hat."

Es soll nun geprüft werden, ob diese Folgerung richtig ist.

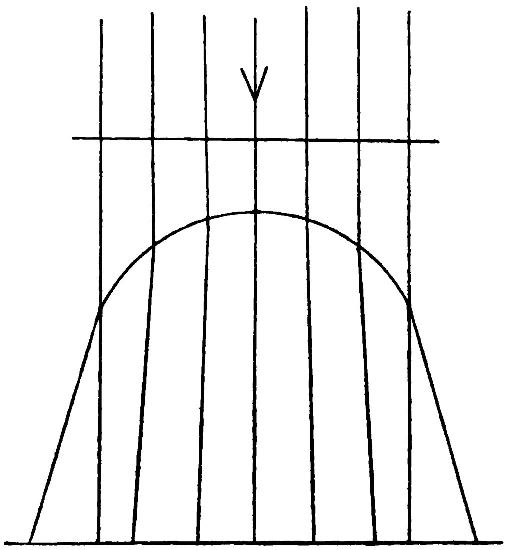
Infolge der Benetzung der Blattoberseite mit Öl wirkt die über jeder einzelnen papillösen Epidermiszelle befindliche Ölschicht als Zerstreuungslinse; Kniep drückt das nicht ganz richtig mit den Worten aus: „aus der Sammellinse ist infolge des auf der Epidermis befindlichen Öles eine Zerstreuungslinse geworden." Seine schematische Zeichnung (Fig. 2), welche das darstellen soll, ist aber insofern unrichtig konstruiert, als im Hinblick auf den verhältnismäßig geringen Unterschied im Lichtbrechungsvermögen des Öles und des Wassers die parallel zur optischen Achse einfallenden Strahlen viel zu stark gebrochen erscheinen. Selbst wenn die Zelle anstatt Wasser Luft enthielte, wäre die Brechung noch zu stark dargestellt, wie die Nachkonstruktion mittels der „Methode der zwei Kreise" lehrt. In umstehender Figur habe ich den Strahlengang unter genauer Berücksichtigung des Brechungsverhältnisses beim Übertritt der Lichtstrahlen aus Paraffinöl in Wasser eingetragen. Es ergibt sich daraus, was ja ohnedies hinlänglich bekannt ist, dass eine einzelne Zerstreuungslinse keineswegs eine „inverse Beleuchtung" mit dunklerem Mittelfeld und hellerer Randzone herbeiführt[2]); denn auch die Konkavlinse lenkt die Randstrahlen stärker ab als die Zentralstrahlen, was natürlich zur Folge hat, dass die darunter befindliche Fläche in der Mitte etwas stärker beleuchtet wird als am Rande. Der Intensitätsunterschied ist selbstverständlich bedeutend geringer, als unter einer Konvexlinse, die Helligkeitsabnahme erfolgt aber im gleichen Sinne.

Führt man nun mit einer papillösen Laubblattepidermis, die

1) Über die Lichtperzeption der Laubblätter, Biol. Centralbl. Bd. XXVII, 1907, Nr. 4 u. 5.

2) Kniep, l. c. p. 100.

mit einer Schicht von Paraffinöl und einem Deckglassplitter bedeckt ist, den „Linsenversuch“ [1]) aus, so beobachtet man auf den Innenwänden der Epidermiszellen nicht etwa die eben besprochene Intensitätsverteilung des Lichtes, sondern tatsächlich die von Kniep beschriebenen „inversen Beleuchtungsverhältnisse“: das Mittelfeld jeder Innenwand empfängt weniger Licht, als die Randpartien Diese umgeben als helle Ringe, deren Breite von der Form und Höhe der Zellen resp. ihrer Papillen abhängt, die dunkleren Mittelfelder. Diese Lichtverteilung ist die Folge des Umstandes, dass die der papillösen Epidermis aufliegenden Zerstreuungslinsen ein ganzes System von lückenlos nebeneinander gelagerten Linsen darstellen. Die äußeren Randstrahlen werden so weit abgelenkt, dass sie nicht mehr auf die Innenwand der unter der betreffenden Zerstreuungslinse gelegenen Epidermiszelle treffen, sondern auf die radialen Seitenwände derselben. Hier werden sie zum Teile reflektiert, zum größeren Teile aber dringen sie in die Nachbarzellen ein und treffen auf die Randpartien ihrer Innenwände. Diese Randpartien werden also gleichzeitig von zwei Seiten her beleuchtet und erscheinen deshalb heller. Man kann das auch so ausdrücken: die über den Seitenwänden der Epidermiszellen befindlichen leistenförmigen Vorsprünge der Ölschicht wirken lichtsammelnd. Die Konstruktion des Strahlenganges (unter Zugrundelegung der obigen Figur) gibt sofort Aufschluss darüber, wie das zu verstehen ist.



Strahlengang in einer papillösen Epidermiszelle, die mit einer Paraffinölschicht bedeckt ist.

Bei senkrecht einfallendem Lichte ist also auf den Innenwänden der mit Paraffinöl bedeckten Epidermis die Intensitätsverteilung des Lichtes wieder eine zentrische: die helle Randzone, welche das dunklere Mittelfeld umgibt, ist ringsum gleich breit. Die einzelne Epidermiszelle, resp. die Blattspreite befindet sich also in einer analogen Gleichgewichtslage, wie ein parallel-

1) G. Haberlandt, Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter, p. 52ff.

otroper (positiv heliotropischer) Stengel, der nicht von zur Längsachse parallelen Strahlen, sondern von der Seite her, senkrecht zur Längsachse, ringsum gleichmäßig beleuchtet wird. Was geschieht nun, wenn man die von Öl benetzte Epidermis einer schrägen Beleuchtung aussetzt? Führt man zur Feststellung der nunmehr herrschenden Beleuchtungsverhältnisse den Linsenversuch aus und schiebt man nach Entfernung der Zylinderblende den Planspiegel des Mikroskopes drehend zur Seite[1]), so sieht man, wie die früher zentrische Lichtverteilung auf den Epidermisinnenwänden sich in eine exzentrische umwandelt. Das dunklere Mittelfeld verschiebt sich nach derselben Seite, nach der der Spiegel verschoben wurde, tatsächlich aber wegen der Bildumkehrung nach der entgegengesetzten Seite. Die helle Randzone ist jetzt ungleich breit, auf der dem Spiegel abgekehrten Seite breiter, auf der entgegengesetzten Seite schmäler. (Tatsächlich ist natürlich das Umgekehrte der Fall.) Die Konstruktion des Strahlenganges lehrt dasselbe wie die unmittelbare Beobachtung.

Durch Benetzung der papillösen Laubblattepidermis mit Paraffinöl wird demnach zwar die Sammellinsenfunktion der Epidermiszellen ausgeschaltet, nicht aber ihre Linsenfunktion überhaupt. Diese letztere wird nur entsprechend abgeändert; es kommt wieder zu einer zentrischen, resp. exzentrischen Intensitätsverteilung des Lichtes auf den Innenwänden, welche das Blatt über die Richtung des einfallenden Lichtes zu orientieren vermag. Das Ergebnis der Kniep'schen Versuche widerspricht also nicht der Annahme, dass die Linsenfunktion der oberen Epidermiszellen für die Perzeption der Lichtrichtung seitens der Blattspreite von maßgebender Bedeutung ist.

In meiner Arbeit über „die Lichtsinnesorgane der Laubblätter" habe ich angenommen, dass das plasmatische Mittelfeld der Innenwand jeder papillösen Epidermiszelle der Blattoberseite auf hohe, die Randpartie auf niedrige Lichtintensität abgestimmt sei. Diese verschiedene Reizstimmung ist aber, wie ich jetzt annehmen muss, keine den verschiedenen Teilen der Plasmahäute angeborene und unveränderliche Eigenschaft, sondern nur eine erworbene Adaptationserscheinung[2]); die Mittelfelder sind bei senkrechtem Lichteinfall hell adaptiert, die Randpartien dunkel adaptiert. Die Helladaptation der Mittelfelder stellt sich nach jeder längeren Verdunkelung, an jedem Morgen aufs neue ein. Bewirkt man durch Bedeckung der Epidermis mit Paraffinöl eine „inverse Beleuchtung" der Innenwände, so wird ein Stimmungswechsel eintreten, die stärker be-

---

1) Vgl. die Lichtsinnesorgane, p. 55.

2) Analog der lokalen Adaptation der menschlichen Retina.

leuchteten Randpartien der Plasmahäute werden dann hell adaptiert, die dunkleren Mittelfelder dunkel adaptiert sein. Für den Perzeptionsvorgang sind diese verschiedenen Reizstimmungen von keiner unmittelbaren Bedeutung.

Das ausschlaggebende Moment für die Perzeption der Lichtrichtung ist vielmehr die Empfindlichkeit für die Art der Intensitätsverteilung des Lichtes auf den Plasmahäuten der Epidermisinnenwände. Eine zentrische Intensitätsverteilung entspricht der heliotropischen Gleichgewichtslage; die Blattspreite befindet sich in der fixen Lichtlage. Die exzentrische Intensitätsverteilung bei schräger Beleuchtung wird als tropistischer Reiz empfunden, der die entsprechende Bewegung auslöst. Es liegt also eine Unterschiedsempfindlichkeit vor, die sich einerseits auf den Unterschied zwischen Hell und Dunkel, andererseits auf den Unterschied zwischen zentrischer und exzentrischer Lichtverteilung bezieht. Diese Unterschiedsempfindlichkeit kommt in allen Fällen zur Geltung, mag nun das plasmatische Mittelfeld der Epidermisinnenwand auf eine andere Lichtintensität abgestimmt sein als die Randzone, oder mag die Plasmahaut in ihrer ganzen Ausdehnung hell oder dunkel adaptiert sein. Inwiefern behufs Auslösung der zweckentsprechenden Drehungen und Krümmungen des Bewegungsorgans die verschiedenen lichtempfindlichen Teile der Plasmahaut spezifisch verschiedene „Lokalzeichen" besitzen dürften, habe ich in einer früheren Arbeit [1]) auseinandergesetzt.

Die papillösen Epidermiszellen und „Ocellen" der transversalheliotropischen Blattspreite verhalten sich demnach als Lichtsinnesorgane analog wie das menschliche Auge [2]), das sich dann in der heliotropischen Gleichgewichtslage befindet, wenn das Bild des fixierten Gegenstandes, z. B. einer Flamme, auf die macula lutea fällt. Dies entspricht der zentrischen Intensitätsverteilung des Lichtes auf den Epidermisinnenwänden. Rückt das Bild auf die rechte oder linke Seite der Netzhaut (exzentrische Intensitätsverteilung), so dreht sich das Auge, bis das Bild wieder auf die macula lutea fällt.

Zu dieser teilweise veränderten Auffassung — verändert insofern, als ich jetzt von der verschiedenen Lichtstimmung des Mittelfeldes und der Randpartien der Plasmahäute gänzlich absehe — bin ich hauptsächlich durch die Versuche H. Kniep's geführt worden. Dieselben sind demnach, wie ich gerne anerkenne, für die Weiterentwickelung meiner Theorie von gewisser Bedeutung. Übrigens hat bereits Kniep die Möglichkeit angedeutet, dass es sich bei der Lichtperzeption seitens des transversal-heliotropischen Laubblattes

1) Lichtsinnesorgane, p. 128, 129.

2) Diesen treffenden Vergleich hat mir Herr Professor Dr. Ernst Mach brieflich mitgeteilt.

nur um die Intensitätsverteilung auf den Epidermisinnenwänden handeln könnte. In einer nachträglichen Anmerkung (l. c. p. 140, 141) sagt er bei Besprechung meines oben angeführten Versuches mit *Begonia semperflorens* folgendes: „Außerdem ist zu bedenken, dass die Verhältnisse bei Wasserbedeckung andere sind als bei Bedeckung mit Paraffinöl, da bei ersterer der Zerstreuungskreis wegfällt und die Unterseite viel gleichmäßiger beleuchtet wird. Ob hierin die Lösung des Widerspruches liegt, ob mit anderen Worten zur Auslösung der Perzeption nur eine ungleiche Beleuchtung verschiedener Stellen des Plasmabelegs der inneren Seite der Epidermiszellen nötig ist, lässt sich zurzeit nicht entscheiden." Hätte Kniep die in diesen beiden Sätzen enthaltenen Erwägungen schon früher angestellt und vor allem daran festgehalten, dass es in bezug auf die optische Wirkung durchaus nicht gleichgültig ist, ob man das Blatt mit Wasser oder mit Paraffinöl bedeckt, so wären die Folgerungen, die er aus seinen Versuchen gezogen hat, wohl anders ausgefallen.

II.

Will man die Linsenfunktion der papillösen Epidermiszellen wirklich ausschalten und eine möglichst gleichmäßige Beleuchtung der Epidermisinnenwände bei senkrechtem wie bei schiefem Lichteinfall herstellen, so muss man die Blattoberseite mit Wasser benetzen, dessen Brechungsvermögen mit dem des Zellsaftes meist ziemlich genau übereinstimmt. Dass auf diese Weise tatsächlich eine gleichmäßige Beleuchtung erzielt wird, davon kann man sich bei Verwendung hierzu geeigneter Epidermen mit Hilfe des Linsenversuchs leicht überzeugen.

Wie ich bereits in einer früheren Arbeit[1]) betont habe, sind zu solchen Versuchen mit benetzten Blattspreiten keineswegs alle Pflanzenarten geeignet, deren obere Epidermis papillös ist. Ausgeschlossen sind zunächst alle Pflanzen, bei denen die Sammellinsen aus stark lichtbrechenden Zellwandverdickungen bestehen, ausgeschlossen sind ferner jene Arten, bei denen die Innenwände der oberen Blattepidermis nicht eben, sondern gegen das Mesophyll zu ansehnlich vorgewölbt sind. In diesem sehr häufigen Falle können sich die zur Perzeption der Lichtrichtung führenden Helligkeitsunterschiede auf ihnen auch dann einstellen, wenn die Blätter benetzt sind und die Linsenfunktion der Epidermispapillen ausgeschaltet ist. Die Helligkeitsunterschiede werden selbstverständlich geringer sein, sie können aber die Reizschwelle erreichen. — Vorausgesetzt wird ferner, dass der Brechungsexponent des Zellsaftes tatsächlich ungefähr der des Wassers ist, dass die Blattoberseite benetzbar ist, dass die Unterschiedsempfindlichkeit der Plasmahäute für Hellig-

1) Lichtsinnesorgane, p. 87.

keitsunterschiede an den papillösen Außenwänden nicht groß genug ist, um allein schon die Reaktion auszulösen und dass endlich die Blätter durch mehrtägige Benetzung ihrer Oberseiten keinen Schaden leiden. Nur wenn diese Bedingungen sämtlich erfüllt sind, wird man bei Benetzung der Blattoberseite mit Wasser und Verdunkelung des Blattstieles erwarten dürfen, dass bei schräger Beleuchtung das Einrücken in die günstige Lichtlage unterbleibt und daraus die Folgerung ableiten, dass dieses Unvermögen auf der Ausschaltung der Linsenfunktion der Epidermiszellen beruht.

Wie bereits oben erwähnt wurde, haben meine im Mai und Juni mit Keimpflanzen von *Begonia semperflorens* ausgeführten Experimente ergeben, dass mit Wasser benetzte und mit Glimmerblättchen bedeckte Blätter keinen Versuch machen, in die fixe Lichtlage einzurücken; sie können die Lichtrichtung nicht perzipieren. Ich habe nun im März l. J. diese Versuche mit ausgewachsenen Topfpflanzen wiederholt und zwar mit dem gleichen Ergebnis. Da die Laubblattspreiten nicht ganz eben sind, so wurden sie, wie dies schon Kniep getan hat (l. c. p. 134) nach erfolgter Benetzung mit dünnem Seidenpapier bedeckt. Die grüne Blattfläche schimmerte durch das Papier lebhaft durch, so dass die Intensität der Beleuchtung sicherlich groß genug war[1]). Die Blattstiele befanden sich in lockerem Stanniolverband. Die Aufstellung des Versuchsobjektes erfolgte in einer an einem Nordwestfenster des botan. Institutes stehenden heliotropischen Kammer, deren vordere Schubwand aus einer Glasscheibe bestand. Zur Herstellung der nötigen Luftfeuchtigkeit war der Boden der Kammer mit einer Wasserschicht bedeckt. Das Versuchsblatt befand sich jedesmal in bezug auf die Richtung des schräg einfallenden Lichtes in der Flankenstellung; dem Topf wurde eine solche Stellung gegeben, dass sich die Spreite zu Beginn des Versuches annähernd in horizontaler Stellung befand. Da die Stengel stark positiv heliotropisch sind, so mussten sie durch Anbinden an Holzstäbe fixiert werden. Zuweilen wurden sie auch mit einem Stanniolverbande versehen. Die Temperatur betrug 18—20° C.

Während die unbenetzten Vergleichsblätter schon nach zwei, längstens drei Tagen vollkommen in die neue fixe Lichtlage eingerückt waren, befanden sich die mit Wasser benetzten Blätter nach 4—5 Tagen noch immer in der ursprünglichen ungünstigen Lichtlage; von einer Drehung gegen das Licht zu war nichts zu bemerken. In einem Falle wurde der Versuch 9 Tage lang fortgesetzt, um dem Einwande Kniep's zu begegnen, dass durch die Benetzung mit Wasser möglicherweise nur

1) Das verdunstete Wasser wurde von Zeit zu Zeit mit Hilfe eines nassen Pinsels ersetzt.

die Reaktion stark verlangsamt, nicht aber völlig verhindert wird. Am 9. Tage befand sich dieses Blatt noch immer in der gleichen ungünstigen Lichtlage, wie zu Beginn des Versuches. — In allen Fällen senkten sich die benetzten Blattspreiten im Laufe des Versuches durch epinastisches Wachstum um 20—30°, ohne dass sie dadurch (was selbstverständlich ist) in eine günstigere Lichtlage gelangen konnten[1]).

Wenn die benetzten Blätter, die während der Dauer der Benetzung keine transversal-heliotropischen Bewegungen ausführten, schließlich trocken gelegt wurden, so rückten sie im Laufe mehrerer Tage allmählich in die fixe Lichtlage ein, ohne aber dieselbe vollständig zu erreichen. Auch das vorhin erwähnte Blatt, welches 9 Tage lang benetzt blieb, war 28 Stunden nach seiner Trockenlegung schon merklich gegen die fixe Lichtlage vorgerückt, stellte aber am dritten Tage seine Bewegung ein. Dieses verspätete und wenig exakte Einrücken vorher benetzt gewesener Blätter in die günstige Lichtlage habe ich bereits an den Keimpflanzen von *Begonia semperflorens* beobachtet und in hypothetischer Weise darauf zurückgeführt[2]), „dass sich infolge der mehrtägigen Benetzung die lichtempfindlichen Plasmahäute der Epidermisinnenwände bis zu einem gewissen Grade an die gleichmäßige Beleuchtung gewöhnt hatten". Dem entgegen meint Fitting[3]), dass durch die Benetzung der Blattoberseite möglicherweise „tiefgreifende Störungen im Leben des Blattes" hervorgerufen werden. Eine solche Annahme ist aber schon von vornherein höchst unwahrscheinlich, denn eine viele Tage lang andauernde Benetzung der Blattoberseite kommt beispielsweise im tropischen Regenwalde oft genug vor, ohne das Blatt zu schädigen. Um aber den Einwand Fitting's auch experimentell zu entkräften, habe ich folgenden Versuch ausgeführt. Wenn schon die Benetzung der spaltöffnungslosen Blattoberseite, die dem Regen so häufig ausgesetzt ist, schädigend wirken sollte, so müsste diese Schädigung noch weit intensiver sein, wenn die spaltöffnungsführende Blattunterseite länger benetzt wird, die ja vom Regen in der Regel verschont bleibt. Es wurde daher die Unterseite einer jüngeren, aber schon ausgewachsenen Blattspreite mit Wasser-Seidenpapier bedeckt und dann nach Verdunkelung des Blattstieles mit Stanniol in der heliotropischen Kammer schräg von oben beleuchtet. Beginn 10 Uhr vorm. Schon nach 24 Stunden war die in der Flankenstellung befindliche Blattspreite

1) Es wäre also eine unrichtige Aufstellung der Versuchspflanze, wenn sich das Blatt in der Medianstellung mit gegen das Licht gekehrter Blattspreite befände. Die epinastische Senkung der Spreite würde dann das Einrücken in die günstige Lichtlage vortäuschen.

2) Berichte d. d. bot. Gesellsch. 1906, p. 364.

3) Bot. Zeitung, 1906, p. 360.

merklich gegen das Fenster zu gedreht; nach zwei Tagen war die neue fixe Lichtlage schon nahezu, nach drei Tagen vollständig erreicht. Die Lamina hatte dabei eine Drehung um ca. 60° ausgeführt. Das unterseits dauernd benetzte Blatt wird also in Bezug auf seine heliotropische Empfindlichkeit und sein Reaktionsvermögen nicht im geringsten geschädigt. Das oberseits benetzte Blatt wird sich in dieser Hinsicht nicht anders verhalten. Wenn die Reaktion dennoch ganz ausbleibt, so kann dies nur auf der Ausschaltung der Linsenfunktion der papillösen Epidermiszellen beruhen.

Um das Verhalten benetzter Blätter von *Begonia semperflorens* bei Beleuchtung mit intensivem künstlichen Lichte zu prüfen, wurde auch ein Versuch in der Dunkelkammer ausgeführt, wobei als Lichtquelle eine Auerlampe diente, die in einer Entfernung von ca. 50 cm von dem betreffenden Blatte aufgestellt war. Zur Kühlung war zwischen der heliotropischen Kammer und der Lampe eine mit Wasser gefüllte Küvette eingeschaltet. Das Licht fiel unter spitzem Winkel auf die mit Wasser-Seidenpapier bedeckte horizontale Blattspreite. Der Stengel, sowie der Blattstiel befanden sich im Stanniolverbande; außerdem war ersterer noch von einem schwarzen Schirm beschattet. Die Beleuchtungsdauer betrug täglich 9—10 Stunden. Nach vier Tagen hatte das Blatt seine Lage in bezug auf den Lichteinfall nicht im geringsten verändert.

Schließlich wurde noch ein Versuch mit einem Blatte ausgeführt, dessen Oberseite mit Paraffinöl-Seidenpapier bedeckt war. Der Stiel befand sich im Stanniolverband und auch alle übrigen Versuchsbedingungen waren dieselben wie bei den im Tageslicht ausgeführten Versuchen. Während nun die mit Wasser benetzten Blattspreiten nicht imstande waren, in die günstige Lichtlage einzurücken, verhielt sich die mit Paraffinöl bedeckte Blattspreite genau so, wie ein normales, trockenes Blatt; nach einem Tage begann die Drehung gegen das Licht zu und nach drei Tagen war die fixe Lichtlage vollkommen erreicht.

Aus all diesen Versuchen geht nochmals mit Bestimmtheit hervor, dass die Linsenfunktion der papillösen Epidermiszellen auf der Blattoberseite von *Begonia semperflorens* für die Perzeption der Lichtrichtung unentbehrlich ist. Unter normalen Verhältnissen handelt es sich um Sammellinsen; durch Bedeckung mit Paraffinöl werden Zerstreuungslinsen geschaffen: in beiden Fällen tritt bei schräger Beleuchtung eine exzentrische Intensitätsverteilung des Lichtes auf den Innenwänden auf, die als tropistischer Reiz wirkt. Wird die Linsenfunktion gänzlich ausgeschaltet, was durch Benetzung der Epidermis mit Wasser geschieht, so unterbleibt auch die Perzeption der Lichtrichtung.

In anatomischer Hinsicht wäre noch zu erwähnen, dass bei *Begonia semperflorens* nicht nur die Außenwände, sondern auch die Innenwände der großen oberen Epidermiszellen der Blattspreite etwas vorgewölbt sind. Diese Vorwölbung ist aber nicht groß genug, um bei der gegebenen Unterschiedsempfindlichkeit für sich allein die Perzeption der Lichtrichtung zu ermöglichen. Doch wäre es denkbar, dass unter bestimmten Kulturbedingungen jene Verwölbung der Innenwände stärker wird, oder dass die Empfindlichkeit für Helligkeitsunterschiede auf diesen Innenwänden zunimmt; dann wäre es auch möglich, dass trotz der Ausschaltung der Linsenfunktion der Epidermiszellen die Lichtrichtung perzipiert werden könnte. Bei meinen Versuchspflanzen war aber die Linsenfunktion völlig unentbehrlich.

Es möge nun ein Versuch beschrieben werden, den ich mit einem noch nicht ausgewachsenen Blatte von *Begonia discolor* anstellte. Der Topf mit der betreffenden jungen Pflanze befand sich vorher im Hintergrunde des Gewächshauses; die in der fixen Lichtlage befindliche Lamina des Versuchsblattes war schräg nach abwärts geneigt. Nach Bedeckung der Lamina mit Wasser-Seidenpapier und Verdunkelung des Stengels und Blattstieles mit Stanniol wurde der Topf in der heliotropischen Kammer um 45° gedreht aufgestellt, so dass jetzt das Tageslicht schräg auf die Lamina einfiel. Beginn 10 Uhr vorm. Am nächsten Tage hatte sich die Lamina etwas gesenkt, am dritten Tage wieder gehoben. Die Orientierung zum Lichte war am Abende des dritten Tages noch ebenso ungünstig, wie zu Beginn des Versuches. Nun wurde die Lamina trocken gelegt. Am nächsten Tage vorm. 9 Uhr war die Lichtlage schon merklich günstiger; am Tage darauf war sie abends nahezu vollständig erreicht. Es folgt daraus, dass auch bei *Begonia discolor* zur Perzeption der Lichtrichtung die Linsenfunktion der Epidermiszellen unentbehrlich ist. Doch gilt dies nur mit derselben Einschränkung, welche oben für *B. semperflorens* gemacht wurde; auch bei *B. discolor* sind nämlich die Innenwände der Epidermiszellen häufig etwas vorgewölbt.

Da sich im Gewächshause des botanischen Gartens zur Zeit der Ausführung dieser Versuche einige Topfexemplare von *Tropaeolum majus* befanden, so konnte auch mit den Laubblättern dieser Pflanze experimentiert werden. Ich benützte dazu abgeschnittene Blätter. Da die Oberseite der Lamina einen Wachsüberzug besitzt, so musste sie erst künstlich für Wasser benetzbar gemacht werden. Dies geschah, wie bei meinen früheren Versuchen[1]) durch Bepinseln mit verdünntem Alkohol und nachherigem raschen Abspülen mit Wasser. Die Verdunkelung des Blattstieles erfolgte

1) Lichtsinnesorgane, p. 92.

in seinem oberen Teile, der seitens der Lamina dirigierbar ist, mittelst einer 25 mm langen und 15 mm weiten Röhre aus mattschwarzem Papier, auf die an einem Ende lichtdicht eine schwarze Papierscheibe geklebt war, die in der Mitte ein kreisrundes Loch von ca. 2 mm Durchmesser besaß. Durch dieses Loch wurde der Blattstiel gezogen und dann die Papierscheibe an der Unterseite der Lamina festgeklebt. Der untere Teil des Blattstieles steckte in einer von schwarzem Papier umhüllten Glasröhre, deren oberes Ende in die Papierröhre hineinragte; das untere Ende wurde mittelst eines durchlöcherten Korkes in einem mit Wasser gefüllten Glasfläschchen befestigt. Ueberdies wurde vorsichtshalber vor dem Blatte noch ein schwarzer Papierschirm aufgestellt. Nach Benetzung der Blattoberseite mit Wasser wurde ein Glimmerblättchen darüber geschoben und über die Ansatzstelle des Stieles eine kleine schwarze Papierscheibe von ca. 5 mm Durchmesser gelegt, um die Beleuchtung des obersten Teiles des Stieles durch die Lamina hindurch zu verhindern. Das Versuchsverfahren lehnte sich also an das von Kniep ersonnene an.

Das Versuchsblatt wurde in der heliotropischen Kammer so aufgestellt, dass es sich in der Flankenstellung befand und die Lamina horizontal war. Die schräge Beleuchtung erfolgte durch Tageslicht, in einem Falle durch das Licht einer vor dem Blatte aufgestellten Auerlampe.

Als Ergebnis stellte sich heraus, dass auch die mit Wasser benetzte Blattspreite unserer Pflanze die Lichtrichtung zu perzipieren vermag. Bei Beleuchtung mit Tageslicht war gewöhnlich nach 24 Stunden eine schwache Neigung der Lamina gegen das Licht zu wahrnehmbar. Der Neigungswinkel nahm allmählich zu und betrug nach 48 Stunden 6—15°. Eine weitere Bewegung trat nicht mehr ein; die günstige fixe Lichtlage war damit natürlich noch lange nicht erreicht. Bei dem Versuche, in welchem Auerlicht verwendet wurde, war eine schwache Neigung der Spreite gegen die Lichtquelle schon nach 3 Stunden bemerkbar; nach 6 Stunden betrug der Neigungswinkel ca. 12° und erreichte am nächsten Tage 20°. Eine weitere Bewegung fand nicht statt.

Dieses bei normaler Beleuchtung verspätete und sehr unvollkommene Einrücken der mit Wasser benetzten Lamina in die fixe Lichtlage erfolgt also tatsächlich bei Ausschluss der Linsenfunktion der papillösen Epidermiszellen. Doch steht dieses Ergebnis mit meiner Theorie nur scheinbar in Widerspruch. Bei *Tropaeolum majus* sind eben nicht nur die Außenwände, sondern auch die Innenwände der oberen Epidermiszellen des Blattes vorgewölbt; bei den zu den Versuchen benützten Blättern war diese Verwölbung oft sogar sehr auffällig. Die zur Perzeption der Lichtrichtung führenden Helligkeitsunterschiede konnten sich also auf ihnen auch

nach Ausschluss der Linsenfunktion einstellen. Die *Tropaeolum*-Arten gehören sonach zu jenen Pflanzen, die für Benetzungsversuche überhaupt nicht geeignet sind. Übrigens weist das verspätete und sehr unvollständige Einrücken der benetzten Blätter in die fixe Lichtlage darauf hin, dass unter normalen Verhältnissen die Linsenfunktion der Epidermiszellen durch Verstärkung der Helligkeitsunterschiede auf den Innenwänden die Lichtperzeption begünstigt[1]).

Die vorstehend beschriebenen Versuche mit *Tropaeolum*-Blättern lehren eindringlich, wie vorsichtig man bei der Beurteilung der Ergebnisse solcher Benetzungsversuche sein muss. Wie ich schon in meiner Hauptarbeit nachdrücklich hervorgehoben habe, stehen der oberen Blattepidermis als Lichtsinnesorgan außer der Sammellinsenfunktion ihrer Zellen noch andere Hilfsmittel zu Gebote, um auf Grund verschiedener Intensitätsverteilung des Lichtes die Richtung desselben wahrzunehmen. Zunächst die schon mehrmals erwähnte Vorwölbung der Innenwände, die beim Typus der „glatten Epidermis“[2]) das alleinige Hilfsmittel darstellt, durch welches die Epidermis die Lichtrichtung perzipieren kann. Dann die verschiedene Intensitätsverteilung des Lichtes an den vorgewölbten Außenwänden der Epidermis, die gleichfalls durch Benetzung des Blattes mit Wasser nicht alteriert wird. Das wichtigste und wirksamste optische Hilfsmittel ist aber die Sammellinsenfunktion der papillösen Epidermiszellen. Es gibt im ganzen Blatte von der Oberseite bis zur Unterseite keine optische Einrichtung, die das Blatt in gleich verlässlicher und sicherer Weise über die Richtung der einfallenden Lichtstrahlen zu orientieren vermöchte.

Über den Schwanz des Mammuts (Elephas primigenius Blmb.).

Von Prof. Alexander Brandt (Charkow).

Dazu 4 Figuren.

Das seit mehr als einem Jahrhundert so viel umstrittene Mammutproblem ist bekanntlich neuerdings seiner endlichen Lösung zugeführt. Den Anstoß hierzu gab der glückliche Fund eines Mammutkadavers im fernen Nordosten Sibiriens, am Ufer der Beresowka, eines Nebenflusses des Kolymastromes. Unter unsäglichen Strapazen gelang es dem von der Akademie der Wissen-

1) Weshalb bei meinen früheren Versuchen mit submersen Laubblättern von *Tr. majus* (Lichtsinnesorgane, p. 92 ff.) die transversal-heliotropische Bewegung unterblieb, kann ich nicht sagen. Vielleicht war die Vorwölbung der Epidermisinnenwände, oder die Unterschiedsempfindlichkeit eine geringere; vielleicht war auch, wie Kniep vermutet, den submersen Blättern eine zu große Arbeitsleistung bei der Reaktion zugemutet.

2) Vgl. Lichtsinnesorgane, p. 44 ff.

schaften in St. Petersburg ausgesandten Konservator O. Herz die Lagerstätte des vorweltlichen Kolosses zu erreichen. Mit aufopfernden Bemühungen und bewundernswerter Umsicht barg er. trotz des hereinbrechenden Winters, was noch zu bergen war, und studierte die Lagerstätte der Leiche. Überzeugend ist sein Nachweis[1]), dass das Tier in eine Mulde oder Schlucht abgestürzt ist und so in einen natürlichen, aus ewigem Bodeneis und gefrorenem Erdreich bestehenden Keller geraten. Die von meinem Vater J. F. Brandt[2]) vertretene und auch von mir[3]) in einem kleinen Aufsatz durch Analogien gestützte Hypothese, es könnten die als ganze Leichen erhaltenen sibirischen Mammute in einer frisch abgesetzten Schlammasse am Flussufer versunken und so ins Bereich des ewig gefrorenen Bodens gelangt sein, wäre demnach nicht mehr aufrecht zu erhalten. Die nicht bloß im Maul, sondern auch im Magen massenhaft vorgefundenen Futterreste, bestehend aus Gras, geben wichtige Aufschlüsse über die Flora des sibirischen Mammutzeitalters und sein Klima. Von großem Wert sind ferner die Herz'schen Belege und Aufzeichnungen über die Behaarung des Tieres und von besonderem Interesse der intakt ausgegrabene Schwanz.

Über letzteren lesen wir im Reisebericht auf S. 29 folgendes:

„Der Schwanz ist kurz und scheint nur 22—25 Schwanzwirbel zu haben, ist also nicht so lang, wie die unter der Aufsicht v. Brandt's gemachte Zeichnung darstellt, sondern harmoniert im Gegenteil mit der Boltunoff'schen, sonst verfehlten Zeichnung."

„Dass die Schwanzspitze eine lange Behaarung gehabt hat, bestätigen die sehr starken, vielleicht bis zu $^1/_3$ noch abgebrochenen Borstenhaare, die zwar in der Eisschicht, die sich unter dem ganzen Kadaver hinzog, sitzen blieben, aber dann vorsichtig herausgehackt werden konnten. Diese Borstenhaare sind 20–35 cm lang und von

---

1) O. Herz. Berichte des Leiters der von der Akademie der Wissenschaften zur Ausgrabung eines Mammuthkadavers an die Kolyma-Beresowka ausgesandten Expedition. St. Petersburg 1902.

2) J. F. Brandt. Mitteilungen über die Naturgeschichte des Mammut oder Mamout (*Elephas primigenius*). Bulletin de l'Acad. de St. Pétersbourg, T. X (1886), p. 111—118. Ein ausführliches Manuskript, welches eingangs erwähnt wird, (s. meinen Bericht im Zoolog. Anz. III [1880], p. 504) wurde von mir nach dem Tode des Verfassers nebst andern, auf Materialien des Zoologischen Museums der Akademie gegründeten Manuskripten im Archiv des Museums deponiert. Den Bearbeitern des neuesten Mammutfundes hätte es gut zustatten kommen können; ließ sich jedoch leider nicht auffinden.

3) A. Brandt. Kurze Bemerkungen über aufrecht stehende Mamutleichen. Bulletin de la Soc. Imp. des Naturalistes de Moscou 1867. — Die Möglichkeit, ja Wahrscheinlichkeit, dass Mammute, ähnlich rezenten Elephanten, gelegentlich in Schlamm und Sumpf versunken sein könnten, ist trotzdem jedenfalls nicht ausgeschlossen. Eine aufrechte Stellung wenigstens des Rumpfes dürfte auch für die als ganze Leichen erhaltenen Mammute des sibirischen Hochnordens die gewöhnliche sein.

rostbrauner Färbung, wie die Steifhaare von der Vorderseite am linken Vorderfuße. Die anscheinend etwas dunklere Färbung ist zum Teil auch der Einwirkung der Feuchtigkeit zuzuschreiben. Manche dieser Haare haben am Wurzelende einen Durchmesser von $^1/_2$ mm; sie standen auf der Unterseite des Schwanzes an der Spitze und an den Rändern am dichtesten." „Die Schwanzlänge auf der Unterseite beträgt nur 36 cm und der Umfang desselben an der Afterklappe 32 cm." „Die Breite des Afters beträgt 28 cm und vom After bis zur Peniswurzel ist die etwas ausgereckte Bauchhaut 1,32 m lang."

Das von mir gesperrt reproduzierte, vom Verfasser so gelassen ausgesprochene Wort „Afterklappe" ist es, auf dessen Bedeutung ich mich berufen fühle die Aufmerksamkeit von Fachmännern und Laien zu lenken. Handelt es sich doch um eine Bildung, welche als einzig in ihrer Art größere Beachtung verdiente, als ihr bisher zu Teil wurde. Meines Wissens unterblieb eine nähere, namentlich anatomische Untersuchung des Gebildes und dürften wir mithin aus direkter Quelle über dasselbe nicht viel mehr als das soeben Angeführte erfahren. Seit Herz mit seinen Schätzen in Petersburg anlangte (es war dies am 18. Februar a. St. des Jahres 1902) sind bereits mehrere Jahre verflossen. Es scheint daher zulässig, ja geboten, der Wissenschaft das Wenige nicht vorzuenthalten, was ich als Augenzeuge über die Schwanzbildung mir seinerzeit nach dem Gedächtnis notierte. Es wollte nämlich ein glücklicher Zufall, dass ich mich am Tage der Ankunft des Mammuttransportes in der Hauptstadt aufhielt und so noch wenige Stunden vor der Heimreise die ersten, soeben ausgepackten Objekte besichtigen durfte. Es befand sich darunter das von Herz sub Nr. XIV auf S. 33 erwähnte „Prachtstück", die linke Bauch- und Rückenhaut mit Penis und Schwanz. Mit um so ruhigerem Gewissen schreite ich endlich zur Veröffentlichung des von mir Gesehenen, als es sich gleichzeitig darum handelt, den Nachweis zu liefern, dass die Afterklappe bereits von einem Zeitgenossen des Mammuts verewigt wurde.

Wie schon aus dem oben angeführten Auszug aus dem Tagebuch von Herz ersichtlich, hatte der auffallend kurze, nur 36 cm lange Schwanz bereits vor seiner Ausgrabung die Behaarung verloren. Um so anschaulicher sprang seine ungewöhnliche Form in die Augen. Derselbe zerfiel nämlich in zwei sehr voneinander abweichende Hälften: eine apikale, bezw. distale, und eine basale, bezw. proximale. Die apikale Hälfte wies die gewöhnliche, für ein Säugetier normale spindelförmige Form auf. Die basale Hälfte des Schwanzes war hingegen verbreitert und verdickt. Sie stellte ein etwa herzförmiges, der Konfiguration nach an die Bürzeldrüse der Vögel erinnerndes Gebilde dar (man sehe die umstehende, an-

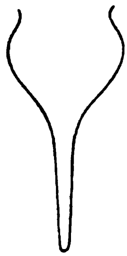


Fig. 1.

nähernde, aus dem Gedächtnis entworfene Fig. 1). Gleich einer Bürzeldrüse war das Gebilde an seiner dorsalen Fläche gewölbt, an seiner ventralen abgeflacht, jedoch nicht ganz eben, sondern entsprechend der Längsachse, also den Wirbeln, leicht konvex, an den Seitenteilen hingegen leicht konkav, mithin der Konfiguration der Hinterbacken neben dem After angepasst. Die dorsale Fläche war mit einer derben, offenbar im intakten Zustande behaarten Haut bekleidet, während die ventrale eine sehr dünne, weiche und glatte Haut aufwies, etwa wie man sie an den Übergangsstellen in Schleimhäute, so an den Lippen, im Umkreise des Afters und an der benachbarten ventralen Fläche der Schweifrübe der Tiere antrifft. Mit der Lupe wurde diese Fläche zwar nicht betrachtet, doch liegt es nahe, sie für unbehaart zu halten. Leicht verschiebbar bildete die Haut kleine Runzeln.

An seinem breitesten Teil maß das Gebilde, welches wir mit Herz als Afterklappe bezeichnen wollen, eine kleine Spanne, etwa 15 cm bei einem Umfang (nach Herz) von 32 cm. Mit einer sanft eingeschnürten Basis ging es in das anliegende, dem Kreuz zugehörige Hautstück über, während es sich am freien Ende allmählich verjüngte.

Die Konsistenz der Afterklappe war eine ziemlich weiche, wie die eines Fleisch- oder Fettklumpens. Da von überbildeten Muskelansätzen an den Schwanzwirbeln des Mammuts bekanntlich nichts verlautet, so ist eine etwaige Voraussetzung, die Afterklappe könnte in ihrer Hauptmasse aus Muskulatur bestanden haben, ausgeschlossen. Am nächsten liegt die Vermutung, dass ihr ein Fettpolster zugrunde lag. Dieser Annahme gemäß hätte das Mammut einen Fettschwanz besessen. Es sei gestattet, uns diese Auffasssung zu eigen zu machen.

Die einzigen Säugetiere, welche einen Fettschwanz besitzen, sind bekanntlich gewisse zahme Schafrassen. Von den echten Fettschwanzschafen sind diejenigen zu unterscheiden, bei welchen sich Fettmassen rechts und links am Gesäß ansammeln. Diese kommen hier selbstredend nicht in Betracht. Über die echten Fettschwanzschafe (*Steatopygae*) schreibt Pallas[1]): „Coccyge brevi loco caudae, sed massa adiposa maxima, subtus nuda, didyma stipato.“ Da solche Schafe in hiesiger Gegend sehr verbreitet, verschaffte ich mir einen Schwanz derselben. Die Fettschicht bildete daran eine einfache, nicht etwa doppelte Masse. An der ventralen Fläche besaß sie allerdings in ihrem distalen Teil eine seichte Längsmulde, welche zwei Seitenwülste scheidete, wodurch gewissermaßen der Eindruck

1) P. S. Pallas. Zoographia Rossico-asiat. T. I, S. 235.

einer Doppelheit entstand. Auch einer meiner hiesigen Kollegen, Prof. M. F. Iwanow, Zootechniker von Fach, bestätigt, dass die Fettmasse am Schwanz stets eine einfache, nicht etwa paarige sei. Ihre Verteilung im Umkreis der knöchern-muskulösen Schwanzrübe ist eine ungleichmäßige. Eine dicke, gewölbte Speckschicht kommt der dorsalen und den beiden lateralen Flächen des Schwanzes zu, während an der verdünnten ventralen die Schwanzrübe durchzufühlen ist. Wie schon aus der Form der Afterklappe des Mammuts ersichtlich, ist auch hier eine ähnliche ungleichmäßige Verteilung der Fettmasse anzunehmen. Nachzutragen wäre noch, dass der typisch ausgebildete Schwanz des Kalmückenschafs (*Ovis steatopyga*) in der Tat das Ansehen zweier Fettkissen darbietet, zwischen welchen in einer Vertiefung der kurze, mit langen, spärlichen Haaren besetzte Schwanz untergebracht ist (Iwanow, Führer durch die Anstalten der südruss. Akklimatis.-Ges.). In diesem Sinne hat der alte Pallas wieder einmal Recht. Nur soll man ihn nicht missverstehen, indem man an zwei selbständige, nur aneinander gedrängte, symmetrische Fettmassen denkt. — Über die Länge der Fettschwänze, resp. die Zahl ihrer Wirbel, bei verschiedenen Rassen gehen die Angaben auseinander.

Fettschwänze gehören zweifelsohne in die Kategorie der pathologischen und subpathologischen Variationen[1]), da sie die normale Funktion des betreffenden Organs beeinträchtigen und dem Besitzer lästig werden. Es handelt sich im gegebenen Falle um eine lokale Fettsucht (Liposis). Bis zu welchem Grade das pathologische Element sich hierbei geltend machen kann, dafür finden wir bereits bei den alten Römern Belege. Schon sie wussten von dermaßen überbildeten Fettschwänzen zu berichten, dass ihnen ein Wägelchen untergeschoben werden musste, damit das Tier sich fortzubewegen imstande sei.

Beim Mammut mit seinem nur sehr mäßigen Fettschwanz dürfte die verschwommene Grenze, welche die physiologischen Bildungen von den pathologischen Überbildungen sondert, noch lange nicht überschritten sein. Wir haben es vorderhand mit einer durchaus nützlichen Anpassung, einer Wärmeklappe für den 28 cm breiten After zu tun, welcher statt oder in Ergänzung zu einer dichten Körperbehaarung durch diese ungewöhnliche Vorrichtung geschützt wurde[2]).

Eine Ideenassoziation lässt uns bei dieser Gelegenheit der Hängeohren der Elephantiden gedenken. Auch diese gehören ent-

1) A. Brandt. Über Variabilität der Tiere. Wien und Leipzig, S. 17. — Auch in d. Enzyklop. d. Forst- u. Jagdwiss.

2) Mit Hinblick auf das Mammut könnte man in Versuchung gelangen die Frage aufzuwerfen, ob nicht gar auch der Fettschwanz der Schafe ursprünglich eine — etwa dem Leben im Hochgebirge angepasste — Wärmeklappe dargestellt habe?

schieden in die Kategorie der subpathologischen Bildungen, da bei denselben die normale Funktion der Obermuscheln, bezw. ihre Beweglichkeit, eingeschränkt ist. Außer den Elephanten besitzen nur Haustiere Hängeohren, wie dies Darwin hervorhebt. Im Gegensatz nicht bloß zum afrikanischen, sondern auch zum asiatischen Elephanten besaß das Mammut, nach dem eingetrockneten Ohr des Adams'schen Exemplares zu urteilen, Hängeohren von sehr bescheidenen Dimensionen. Breitflächige Hängeohren hätten gar zu viele Angriffspunkte für die eisige Kälte der Polarzone gegeben: daher das entweder rückgebildete oder in seiner Entwickelung gehemmte, bezw. wenig fortgeschrittene Hängeohr.

Entschieden überbildet, und somit pathologischer Natur, dürften mithin beim Mammut bloß seine schwerfällige Körpermasse und die spiralig gewundenen, weit auseinander gehenden Stoßzähne gewesen sein. Für Hängeohren und Fettschwanz möchte nur eine schwache Hinneigung zum Pathologischen zu notieren sein. Für den letzteren mag die Zweckmäßigkeit der Anpassung noch prävalieren. Allerdings war das Herz'sche Mammuth, wenn ich nicht irre. ein jüngeres Tier. Es wäre mithin eine Überbildung des Fettschwanzes im völlig ausgewachsenen Zustande nicht ganz ausgeschlossen.

In ihrem Bestreben zur Anpassung eines Elephanten an ein arktisches Klima griff Mutter Natur, wie wir sahen, nicht bloß zu einem warmen Pelz, sondern befleißigte sich auch des Schutzes eines einzelnen Gebildes, des Afters. Seine Wärmeklappe bildete gleichzeitig ein schützendes Futteral für den basalen Teil der Schwanzrübe. Sie etwa auf den Schwanz in seiner ganzen Länge ausdehnen, hieße denselben gar zu sehr überlasten; denn je weiter ein Gewicht vom Dreh- und Befestigungspunkt eines Hebels angebracht wird, um so mehr Kraftaufwand ist, wie allbekannt, erforderlich, um es zu fixieren und zu regieren. Indem die Natur darauf verzichtete, den Panniculus adiposus am distalen Schwanzabschnitte zu überbilden, ließ sie eine andere, sehr alltägliche Anpassung vor sich gehen: sie ließ das dünne freie Schwanzende sich verkürzen. So wurde nur noch ein kleines Schwanzstück dem alleinigen Schutze einer dichten Behaarung anvertraut. Als prägnantes und extremes Beispiel einer ähnlichen arktischen Anpassung mag hier der, im Gegensatz zu dem anderer Boviden, ganz stummelhafte Schwanz des Moschusochsen (*Ovibos moschatus*) herangezogen werden.

Als Variationsrichtung für den Schwanz des Mammuts betrachte ich dem Gesagten gemäß einerseits eine allmähliche Überbildung des Panniculus adiposus, andererseits eine Abnahme der Länge. Zu welchen weiteren gestaltlichen Verhältnissen diese Variationsrichtung hätte führen können, wenn den Mammuten noch eine längere Existenzfrist vergönnt gewesen, liegt auf der Hand.

Die Summe der bis dato ans Tageslicht geförderten Kenntnisse vom Exterieur des Mammuts gibt, in Verbindung mit einer nunmehr genügend bekannten Beschaffenheit der Fundstellen ganzer Mammutleichen eine Vorstellung von dem extrem-arktischen Klima, in welchem es gelebt hat.

Die in vorhistorischen Zeiten so weite Verbreitung des Mammuts und seiner Begleiter, wie namentlich des Rentiers, bis in den fernsten Westen und Süden Europas geben Veranlasssung zu Betrachtungen und Untersuchungen über das Urklima des Kontinents. (Gerade die neueste Zeit brachte Arbeiten auf diesem Gebiete). Nun dürften aber bloße Knochenfunde als arktisch geltender Tiere an und für sich nicht absolut maßgebend für die Annahme eines entsprechenden Klimas der betreffenden Lokalitäten sein: könnte doch ein und dieselbe Tierform unter verschiedenen Klimaten verschiedengradige Anpassungen zum Wärmeschutz besessen haben. Als aber vor nunmehr bald 50 Jahren in alten prähistorischen Wohnstätten auf Rentiergeweih und Elfenbein gravierte Abbildungen des Mammuts ans Tageslicht gefördert wurden, auf denen ganz deutlich eine Behaarung dargestellt, sah man sich mit Recht einen guten Schritt weiter. Das berühmteste hierher gehörige Stück ist die auf einer Elfenbeinplatte gravierte Figur, welche im Jahre 1864 in der Grotte la Madelaine im Périgord (Départ. de la Dordogne) gefunden wurde. Die Platte ist eines der Kapitalstücke des Paläontologischen Museums im Jardin des plantes. Die erste Abbildung derselben verdanken wir Lartet[1]). Seine, in der Größe des 25 cm langen Originals gegebene Abbildung wurde bald darauf von K. E. v. Baer[2]) in derselben Größe reproduziert und ging später in verkleinertem Maßstabe in zahlreiche, selbst populäre Schriften über.

Die beigefügte Abbildung Fig. 2 ist photographisch nach der

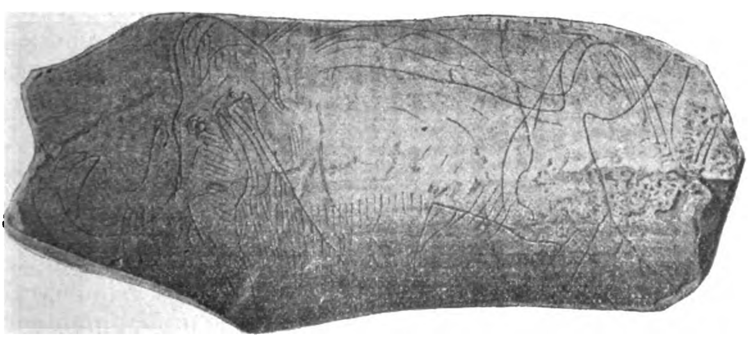


Fig. 2.

1) Lartet. Note relative à une lame d'ivoire fossile trouvée dans un gisement ossifière du Périgord. Ann. d. Sc. nat. V-me sér. Zool. T. III, 1865.

2) K. E. v. Baer. Neue Auffindung eines vollständigen Mammuts etc. Bull. de l'Acad. St. Pét. T. X, 1866, S. 230--296.

Lartet'schen reproduziert. Was diese letztere anbetrifft, so erfahren wir vom Verfasser, dass dieselbe nicht direkt nach der Originalplatte, sondern nach einem Gipsabgusse angefertigt wurde. Auf letzterem hatte Herr A. W. Franks, Direktor der Londoner Gesellschaft für Altertumskunde, mit einem Bleistift die ausgesprochensten und charakteristischsten Striche geschwärzt. Ein Viertel Jahrhundert ist es her, seit ich selbst vor dem Original gestanden. Was mich jetzt daran interessiert, prägte sich damals dem Gedächtnis nicht ein und wurde, so viel mir bekannt, auch sonst von niemand beachtet.

Bekanntlich zweifelten manche an der Echtheit der Platte, um so mehr, als Lartet und seine Begleiter de Verneuil und Falconer bei deren Ausgrabung nicht persönlich zugegen waren, sondern sie aus den Händen ihnen vorangeeilter Arbeiter erhielten. Die petersburger Zoologen [1]) zählten übrigens nicht zu den Zweiflern, sprachen doch für die Echtheit das antiken Kunstwerkes laut genug die in St. Petersburg aufbewahrten Schätze, namentlich der noch mit Weichteilen versehene Kopf des Adams'schen Mammuts. Ein etwaiger Falsifikator im Süden Frankreichs hätte schwerlich über die entsprechenden Materialien verfügt.

Sollte dennoch jemand bis heute die geringsten Zweifel an der Echtheit der Platte hegen, von nun an ist auch diesen der Boden entzogen. Der Künstler der Steinzeit hat nämlich die typische Schwanzform in seiner Weise mit vollster Deutlichkeit abgebildet. Er tat es sogar nicht ein, sondern zweimal, indem er zwei Varianten gab, was damit zusammenhängt, dass er die Kontur des Rückens nicht mit einem Male getroffen. Die Rückenlinie wird nämlich durch drei übereinanderliegende Konturen reproduziert. „Offenbar hat unser Graveur aus der Steinperiode sich darin mehrfach verbessert. Zuvörderst hat er den Rumpf so dünn wie den eines Pferdes gezeichnet, denn hat er ihn durch einen Strich, der noch völlig erhalten ist, eine stärkere Wölbung gegeben, und endlich scheint er durch einen Strich, von dem nur der Anfang erhalten, die Fortsetzung aber abgebrochen ist, die richtigere Form versucht zu haben," äußert Baer. Dass unser Benvenuto Cellini der Steinzeit den untersten der drei Rückenstriche verworfen, muss wohl unbedingt zugegeben werden. Doch wage ich nicht zu entscheiden, welchen der beiden übrigen er für den richtigen oder richtigeren gehalten. Für unsere Frage ist die verworfene mittlere Linie jedenfalls nicht maßgebend. Was nun die beiden anderen anbetrifft, so gehen sie nicht etwa auf dem kürzesten Wege in den hinteren Um-

---

1) So v. Baer, l. c. und J. F. Brandt. Quelques mots sur le Mamout. A l'occasion des gravures, trouvées récemment dans le Périgord et attribuées à cet naimal. Ann. d. Sc. natur. V-me sér. Zool. T. V, 1866, p. 280—282.

riss des Oberschenkels über, sondern biegen sich zunächst steil aufwärts, um eine rundliche, ei- oder herzförmige Figur, offenbar die Afterklappe, den Fettschwanz, zu umschreiben. Ich gebe auf den Figuren 3 und 4 diese beiden Varianten der größeren Deutlichkeit wegen gesondert.

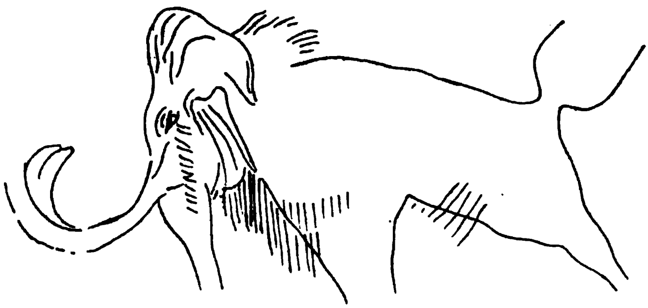


Fig. 3.

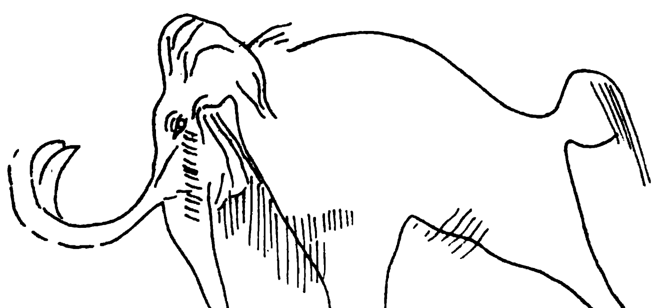


Fig. 4.

Die Variante, welche zum „Pferderumpf" gehört, zeigt den Fettschwanz in einer gar zu übertriebenen Größe. Es scheint sogar, dass sein distales Ende über die Grenzen der Elfenbeinplatte hinüberreichte. Dabei ist der Stiel des Gebildes verhältnismäßig gar zu dünn ausgefallen. Die zweite, einem „Elephantenrumpfe" angepasste Variante des fraglichen Gebildes deucht mir die maßgebendere zu sein, wenngleich auch sie, nach dem frischen Schwanz des Beresowkamammuts zu urteilen, noch bei weitem utriert sein dürfte. Zu dieser zweiten Variante gehören zwei Parallellinien, welche auf der Originalabbildung 25 mm lang sind und nebst drei anderen kürzeren Linien auf eine behaarte Fortsetzung des Schwanzes hinweisen möchten. Sollte die pariser Originalplatte, auf welcher niemand mit dem Bleistift nachgeholfen, vielleicht einige weitere Eigentümlichkeiten zeigen?

Alle Achtung vor dem anonymen Künstler der frühen Nacheiszeit, vor seiner Fertigkeit mit einer groben Feuersteinspitze in

hartem Elfenbein zu gravieren, alle Achtung besonders vor seiner Beobachtungsgabe. Diese ließ ihn ein charakteristisches, ganz einzig dastehendes Gebilde verewigen. Wer wollte mit ihm ins Gericht gehen, wenn er dabei etwas schematisch verfahren? Wer ihn streng darüber examinieren, ob er den Fettschwanz von oben oder von der Seite hat darstellen wollen? Die naive Kunst pflegt es ja in ähnlichen Dingen nicht gar zu streng zu nehmen. Bringen es doch chinesische Künstler selbst noch heute zuwege ihren vornehmen Klienten derartig von vorn zu porträtieren, dass gleichzeitig auch die hinten auf das Wams genähten Abzeichen zu sehen sind.

Dem Urgeschichtler könnte der Verdacht kommen, dass der alte Künstler sich bei der Abbildung des Fettschwanzes nicht bloß durch höhere Bestrebungen, sondern auch durch gastronomische Sympathien leiten ließ. Bietet doch der Fettschwanz des Schafes bei manchem heutigen Volke kulinarischen Wert. Gebührte ein solcher auch dem Fettschwanz des Mammuts, so musste derselbe, selbst unter Preisgebung der Proportionen, auf der Abbildung figurieren.

Dass der Fettschwanz vom Künstler übertrieben dargestellt wurde, möchte ich schon aus seiner hoch emporgehobenen Stellung erschließen. Ein Fettklumpen von den entsprechenden Dimensionen hätte über kolossale Hebemuskeln verfügen müssen, und diese würden ihrerseits entsprechend überbildete Muskelansätze an den Schwanzwirbeln voraussetzen, welche jedoch — wie bereits oben bemerkt — nicht vorhanden.

Eine andere Frage wäre die: ist man ohne weiteres dazu berechtigt, den Grad der Übertreibung in der Darstellung nach den Dimensionen der Afterklappe des Beresowkamammuts abzuurteilen? Ich möchte dies für übereilt halten. Als ganz spezielle Anpassung gehört die Afterklappe entschieden zu den cänogenetischen Bildungen, und solche pflegen ihre volle Größe relativ spät zu erreichen. Welcher Altersunterschied zwischen dem Mammut von Périgord und dem von der Beresowka bestanden, lässt sich nicht abschätzen. Ferner könnte das Gebilde auch lokalen Variationen unterworfen gewesen sein. Annähernd von der Größe, wie es der Urmensch aus der Magdalenengrotte darstellt, müsste das ursprünglich als Wärmeklappe nützliche Gebilde wohl den ganzen Schwanz umhüllt haben und, gleich den Stoßzähnen und der Riesengröße des Tieres, das Maß des Nützlichen, des Zweckmäßigen überschritten und mithin das Ihrige zum Untergang der Art beigetragen haben.

Ist die Deutung der Afterklappe als eine Wärmevorrichtung zutreffend — und dies dürfte zuversichtlich der Fall sein — so wirft die Klappe — in Gemeinschaft mit der Behaarung des Mammuts, sowohl im höchsten Norden Sibiriens mit seiner noch heut-

zutage dauernden Eiszeit, als auch im äußersten Südwesten Europas vor mehreren hunderttausend Jahren — einen weiteren Lichtstrahl auf die noch heute eifrig diskutierte Frage nach den Temperaturverhältnissen, welche zur Eiszeit in Europa herrschten.

Der neueste Mammutfund brachte wesentliche Ergänzungen zur Kenntnis der äußeren Gestalt des vorweltlichen Tieres. Da an dem von Herz geborgenen Schädel der eine der Stoßzähne in situ erhalten, so sind nunmehr jegliche Kontroversen über die wahre Richtung derselben endgültig beseitigt. Ferner erhielten wir vollständigen Aufschluss über die Behaarung des Tieres, wobei das Wollhaar in den Vordergrund gedrängt wurde. Als besten, unsere Kenntnis über die äußere Gestaltung bereichernden Fund möchte ich aber die einzig dastehende Afterklappe betrachten. Sie verdient zweifelsohne in die Diagnose des Mammuts aufgenommen zu werden. Eine solche lässt sich etwa folgendermaßen redigieren.

Elephas primigenius Blmb. — *E. corpore* magno, lanato, *auribus* pendulis, minimis, *defensoribus* maximis, spiralibus, *cauda* abbreviata, pilosa, cum operculo ani.

Charkow, den 9. Dezember 1906.

Die Generatültheorie.

Grundideen meiner Vererbungshypothese und deren Kritik durch Plate.

Von B. Hatschek in Wien.

In dieser Zeitschrift (Heft vom 1. August 1906) hat Professor Plate meiner „Hypothese der organischen Vererbung“ die Ehre einer sehr ausführlichen — quantitativ etwa ein Dritteil meiner eigenen Publikation ausmachenden — Besprechung erwiesen. Meine Grundideen sind in seinem Aufsatze nicht richtig wiedergegeben, denn die Darstellung derselben ist zum Teil eine schiefe, zum Teil eine ganz unrichtige, ja sogar meiner eigenen ganz entgegengesetzte. Die mir an und für sich sehr erwünschte Diskussion dieser Fragen ist dadurch von vornherein in falsche Bahnen gelenkt. Da scheint es mir nun nötig, die in meiner Schrift geäußerten Grundanschauungen vor allem in möglichst vereinfachter Weise hier nochmals kurz darzulegen.

Schon im Jahre 1889 (Lehrbuch der Zoologie, 2. Lieferung, p. 229) hatte ich folgende Idee geäußert: „Wenn vollkommen festgestellt wäre, dass ein Zellbestandteil — nämlich der Zellkern — allein die Eigenschaften der Zelle verursacht, so dürfte man aus

1) B. Hatschek, Hypothese der organischen Vererbung. Leipzig, bei W. Engelmann, 1905.

allgemeinen Gründen zu der Annahme kommen — — —, dass dieser eine Bestandteil die übrigen Teile der Zelle aus sich erzeugen könne, so dass er dann eigentlich allein als der primäre Teil der Zelle aufzufassen wäre.“ Diese Anschauung — die ich damals nur bedingungsweise hingestellt hatte — erfasste ich später in bestimmterer Weise. Die Zellkernsubstanz (Chromatin) wäre demnach nichts anderes als ein jugendlicher Zustand der Zelleibsubstanz, und damit wäre erklärt, dass von ihren Eigenschaften jene der ganzen Zelle sich ableiten. Doch sind hierzu noch weitere Annahmen nötig; es müsste nebst einer fortwährenden Zerstörung der Zellsubstanz durch „physiologische Abnützung“ auch noch ihre Unfähigkeit selbständig zu wachsen und ihre stetige Erneuerung durch fortgesetzt nachrückende Kernsubstanz gefolgert werden, damit die Abhängigkeit der Zellsubstanz von der Kernsubstanz als eine vollkommenere erscheine.

Die Vererbungstheorien von Weismann, de Vries, O. Hertwig u. a., welche annehmen, dass die Substanz des Zellkernes in den Zelleib auswandert und die Eigenschaften desselben beherrscht, sagen dabei über die Art dieses Einflusses nichts genaueres aus. Meine obenerwähnten Annahmen stehen nun — bis hierher — in keinem prinzipiellen Gegensatze zu jenen Theorien. Jede derselben könnte diesen Anschauungen sich akkomodieren, ohne im übrigen ihren eigenartigen Standpunkt bedeutend zu modifizieren. Ebenso könnten sie auch der speziellen chemisch-physiologischen Hypothese folgen, durch welche ich eine genauere Vorstellung von den Prozessen des Wachstums und der Arbeit der lebendigen Substanz zu gewinnen versuchte, indem ich dieselben als phasische chemische Prozesse erklärte und einerseits das Wachstum der Substanz oder ihre Molekülvermehrung als eine Spaltung des Biomoleküls nebst nachfolgender Regeneration und andererseits den Arbeitsprozess als eine ‚wechselnde Destruktion und Restruktion des Biomoleküls betrachtete (vgl. meine „Hypothese über das Wesen der Assimilation“, in: „Lotos“, Prag 1894).

Mein Gegensatz zu jenen anderen Vererbungstheorien liegt vielmehr erst in meinen nachfolgenden Ausführungen, welche aber jene ersteren zur Voraussetzung haben, insoferne als sie noch weitere Annahmen betreffend das Wechselverhältnis jener beiden Substanzen machen. Es wird angenommen, dass die im Zellkerne vorhandenen Moleküle der Wachstumssubstanz (die „Generatüle“) alle wesentlich gleichwertig sind[1]). Sie sind dies auch in allen Zellkernen des Körpers, so dass der ganze Körper nur eine Art von Wachstums-

1) In meiner Abhandlung erwähnte ich, dass dies meine ursprüngliche Annahme sei, welche ich aber doch (p. 10) in einer gewissen Weise verändern zu müssen glaubte. Ich bemerke, dass ich jetzt wieder zu jener Anschauung zurückkehre.

molekülen enthält. Sie haben die Eigenschaft, sich in alle die verschiedenen Arbeitsmoleküle („Ergatüle“) der Zellen verwandeln zu können, deren Mannigfaltigkeit sich bei der Entwickelung (Differenzierung) steigert, indem die wenigen Arten von primären Ergatülen, welche die Eizelle besitzt, sich in divergenter Richtung umwandeln.

Entwickelung beruht auf der Metabolie der Ergatüle. Jeder Entwickelungszustand des Organismus wird beherrscht von der Summe seiner metabolischen Biomoleküle, d. i. von seinen Ergatülen. Die Eizelle enthält nur die primitiven metabolischen Stufen der Ergatüle. Die Generatüle sind es wohl, welche den eigentlichen Ausgang aller Entwickelung bilden; sie beherrschen jedoch keineswegs unmittelbar die Entwickelungszustände, obzwar mittelbar die Eigenschaften der Ergatüle von den ihren abzuleiten sind.

Man kann nicht sagen, dass die Eigenschaften aller Ergatüle schon im Generatül nebeneinander vorliegen, sondern es sind hierfür in diesem nur die Vorbedingungen vorhanden. Zur Erläuterung dieser Vorstellung kann ich hier nur einen Satz wiederholen, den ich schon bei einem anderen Anlasse anwendete (Lehrb. d. Zool. 1889, p. 232). Ich sagte: „Eine solche Vorstellung erscheint im Hinblick auf die unendliche Variationsfähigkeit im Chemismus der organischen Verbindungen als wohlbegründet. Es sind — um einen Vergleich zu gebrauchen — alle Anilinfarbstoffe nicht etwa im Anilin nebeneinander vorhanden, sondern sie sind durch geringe Veränderung aus einer Grundverbindung ableitbar.“ Der Vergleich ist um so bedeutsamer, da es sich in beiden Fällen um chemische Verhältnisse handelt.

Die Identität der im wesentlichen gleichwertigen Generatüle ist innerhalb eines Organismus keine vollkommene, insoferne als sie individuelle Unterschiede besitzen, welche dadurch bedingt sind, dass sie von verschiedenen elterlichen und vorelterlichen Individuen sich herleiten. Durch die Befruchtung (Amphimixis) werden die individuell verschiedenen Generatüle, die von verschiedener Herkunft sind, auf eine Zelle übertragen. Die Gesetze dieser Übertragung, die Gesetze der Mischung und Entmischung und etwaigen gegenseitigen Beeinflussung der Generatüle sind es, mit welchen die Theorie der Amphimixis sich zu beschäftigen hat[1]).

Die vorhergehenden Annahmen lassen sich in ein paar Worte zusammenfassen: Gleichartige Generatüle verwandeln sich in verschiedenartige Ergatüle, deren Mannigfaltigkeit im Verlaufe der Entwicklung sich steigert, — geringe Mannigfaltigkeit der Eigen-

1) Jener Teil meines Vortrages, welcher sich auf die Theorie der Amphimixis bezieht, schließt sich im wesentlichen an bekannte Meinungen an, und er wird von Plate in seiner Besprechung nicht berührt. Ich komme gerade in diesen Fragen zu mancherlei Änderung meiner Schlussfolgerungen, worauf ich hier nicht näher eingehen möchte.

schaften des Generatüls, davon abhängige große Mannigfaltigkeit des Gesamtkörpers.

Es folgt ein letzter Teil der Hypothese, dem wieder eine gegewisse Selbständigkeit zukommt. Derselbe beschäftigt sich mit dem Wesen und den Ursachen der neu auftretenden organischen Abänderungen, sowohl jener, die während des individuellen Lebens auftreten, als auch derjenigen, welche durch die Fortpflanzungszellen von der vorhergehenden auf die nächste Generation übertragen werden.

Alle diese Veränderungen sollen durch Vermittlung von besonderen Molekülen geschehen, welche gleichsam als Splitter von den Ergatülen, d. i. den Arbeitsmolekülen, abgestoßen und sodann von den Generatülen substantiell aufgenommen werden und auch Reizwirkungen auf diese letzteren ausüben. Durch diese sogen. „Ergatine“ werden die Generatüle nicht nur zum Wachstum angeregt, sondern sie erfahren auch qualitative Veränderungen und dies macht sich in der Folge bei der von ihnen ausgehenden Neubildung von ergastischen Substanzen als Abänderung an diesen geltend. Alle neuen Abänderungserscheinungen der ergastischen Substanzen sind also nicht unmittelbare, sondern sie sind stets mittelbar durch Veränderungen der Generatüle bedingt.

Schon die sogen. funktionellen Abänderungen am Individuum selbst beruhen auf diesem Vorgange. Diese Abänderungen, welche durch besondere Leistungen verursacht sind, treten nicht nur an der beanspruchten Zelle selbst auf, sondern es werden — wie zahlreiche Tatsachen uns lehren — auch benachbarte Zellen in die gleichartige Veränderung einbezogen. Nach unserer Vorstellung geschieht dies dadurch, dass die Ergatine vermittelst des Saftstromes auch in die Kerne benachbarter Zellen, ja in geringerer Anzahl in alle Zellen des Körpers eindringen. Jeder Zellkern erfährt hierdurch, außer den von den Ergatülen seiner eigenen Zelle ausgehenden spezifischen Abänderungen auch solche, welche von allen Körperzellen herrühren.

Die Abänderungen, welche auf solche Weise in den Kernen der Fortpflanzungszellen auftreten, kommen in ihrer Rückwirkung auf die aus ihnen entstehenden ergastischen Substanzen erst in der nächsten Generation als deren abgeänderte Eigenschaften zur Geltung. Es sind dies einesteils bestimmte Abänderungen, von meist funktionsgemäßem Charakter, welche bei einer durch Generationen andauernden Wiederholung ein und desselben äußeren Anlasses zu den sogen. direkten oder funktionellen Anpassungen sich steigern — und anderenteils „unbestimmte oder richtungslose“ Abänderungen, welche erst durch die Selektion zu den sogen. indirekten oder selektiven Anpassungen führen.

Die Übereinstimmung der funktionellen Abänderungen am Indi-

viduum selbst und der funktionellen Abänderungen, die an der nächsten Generation auftreten, ist nicht als eine „Vererbung erworbener Eigenschaften“ zu bezeichnen, da die beiden Erscheinungen nicht in dem Verhältnisse von Ursache und Folge zueinander stehen, sondern sich vielmehr aus gleichen Ursachen parallel ableiten. Wir können richtiger von einer Vererbung gleichsinniger oder adäquater Abänderungen sprechen, und dies als „Prinzip der adäquaten Abänderungen“ bezeichnen.

In wenig Worten zusammengefasst besagt unsere Theorie, dass alle, Abänderung der Organisation, sowohl personelle als auch vererbte, auf einer Beeinflussung des Generatüls durch die Ergatüle beruht, welche vermittelt wird durch die von den letzteren ausgesendeten Ergatine, und aus einer daraus erfolgenden Änderung der neu entstehenden Ergatüle.

Mag man der hier skizzierten Hypothese eine größere oder eine geringere Berechtigung zuerkennen, mag man sogar den Hypothesen überhaupt ganz abgeneigt sein, so wird man doch — wie ich glaube — zugeben, dass die hier entwickelten Ideen in einem logisch geordneten Zusammenhange stehen. Sollte aber irgend jemand einen oder mehrere Grundgedanken völlig missverstehen, so würde dieses Gebäude, seiner Hauptpfeiler beraubt, zusammenstürzen, und es könnte dann geschehen, dass der Zerstörer dem Erbauer die Schuld zuschiebt. Dieses ist nun das Vorgehen Plate's.

Wie sehr muss man die Grundidee, dass die Generatüle den jugendlichen Zustand der Ergatüle darstellen, missverstehen, wenn man ihr mit Plate folgende Betrachtung entgegensetzt: „. . . selbst wenn man sich auf den Boden der Hatschek'schen Hypothese stellt, so ist damit für das Vererbungsproblem nichts gewonnen, denn für dieses kommt es nur darauf an, dass die generative Substanz als „Keimplasma“, als Träger der spezifischen Erbmasse funktioniert und deshalb die Charaktere des Zellplasmas mehr oder weniger bestimmt; ob sie daneben das Zellplasma auch noch zum Wachstum und zur Vermehrung reizt resp. befähigt oder ob nicht, ist für das Verständnis der Vererbung gleichgültig.“ Weiter kommen allerlei Verwechslungen vor, indem Plate mir vorhält, dass ich annehme (p. 12 u. 13), die generative Substanz gebe „Teilchen“ ab, welche sich in die ergastischen Moleküle umwandeln — selbstverständlich sind mit diesen Teilchen die Moleküle der generativen Substanz gemeint und damit nichts anderes ausgesagt, wie in allen den ausführlichen dieser Stelle vorhergehenden und nachfolgenden Erörterungen — und dann soll ich ebenso auf p. 33 gesagt haben, dass ein bestimmter „Bezirk“ der generativen Substanz beim Übertritt in ein Ergatül dessen spezifische Eigenschaften hervorruft, — ein ganz sinnwidrig entstelltes Zitat, da ich hier viel-

mehr von „spezifischen Bezirken des Generatüls“, also von Atomgruppen eines Moleküles spreche, und nicht diese, sondern das ganze Molekül in das Ergatül sich verwandeln lasse. Nachdem Plate durch die Entstellung und Zusammenstellung diese Verwirrung geschaffen und meinen Worten den Sinn genommen hat, ruft er aus: „Aus diesen Sätzen weht echter Geist der Determinantenlehre.“ Auf mein Verhältnis zu dieser Lehre werde ich weiterhin noch zurückkommen.

Eine Unterschiebung, welche dem Sinne meiner Ausführungen vollkommen entgegengesetzt ist, liegt in Plate's folgenden Worten: „Hatschek denkt sich offenbar die Wirkung einer Atomgruppe des Generatüls als eine katalytische nach Art der Enzyme, von denen vielfach angenommen wird, dass sie chemisch wirken, ohne sich dabei atomistisch zu verändern.“ Und einige Seiten weiter behauptet er schon, dass dieser mir ganz fremde Widersinn „der eine von den zwei neuen Gedanken“ meiner Theorie sei, „die beide höchst unwahrscheinlich sind.“

Es wird mir als Widerspruch vorgehalten, dass ich die generative Substanz als „relativ einfach“ bezeichne — was aber an der betreffenden Stelle im Vergleich zum Gesamtkörper gemeint ist —, während ich doch wieder von der überaus komplizierten atomistischen Architektur des Riesenmoleküles spreche.

So ist es begreiflich, dass bei all diesen Missdeutungen Plate zu dem Schlusse kommt, „dass die wirklich neuen Gedanken Hatschek's mit dem Vererbungsproblem nur in einem ganz losen Zusammenhang stehen und für dieses nicht weiter in Betracht kommen“ . . ., „dass die neuen Gedanken der Theorie höchst unwahrscheinlich“ und „für das Vererbungsproblem nebensächlich“ sind . . ., „dass Hatschek selbst die Inkonsequenz seiner Theorie gefühlt zu haben scheint“ u. s. w. u. s. w.

Da ich hier vor allem die unrichtige Wiedergabe meiner Anschauungen ablehnen will und nicht etwa beabsichtige, neue Argumente für meine Hypothese aus diesem Anlasse vorzubringen, so werde ich auf die Bemerkungen Plate's, die sich auf meine Ergatintheorie beziehen, auch nur in diesem Sinne eingehen. Plate meint, dass ich eine „chemische Reizleitung“ annehme, um die Übertragung von somatischen Veränderungen auf die Keimzellen zu erklären. Der Ausdruck erscheint mir ganz unpassend, da ich überhaupt keine Reizleitung, sondern vielmehr einen Transport von Substanzteilchen (den Ergatinen) von den Ergatülen zu den Generatülen vermute, welche von den letzteren chemisch gebunden, d. i. in ihr Molekül aufgenommen werden, wodurch erst Reizwirkungen aber auch qualitative Zustandsänderungen an denselben veranlasst werden, und zwar sowohl an jenen der eigenen Zelle, als auch an jenen des ganzen Körpers. Diese meine Vorstellungen

über die Ergatinwirkung stehen — wie ich bemerkte — auf dem Boden der modernen physiologischen Lehre von den inneren Sekretionen und der Immunitätslehre.

Plate wendet sich gegen diese Annahme eines substantiellen Transportes als Bewirkung von Abänderungen, und zwar zugunsten der schon von Nägeli und dann von Plate selbst vertretenen Ansicht eines Zusammenhanges der Abänderungen durch Reizleitung[1]) innerhalb eines den Körper durchziehenden Netzes von Keimplasma.

Er knüpft weiters eine Prioritätsfrage hieran. Hatschek habe eine gleichsinnige Abänderung in den Körperzellen und in den Keimzellen angenommen. „Dieses Prinzip der ‚adäquaten Abänderungen‘ ist keineswegs neu.“ Er selbst habe es in seinem Buche über das Selektionsprinzip „ausführlich erörtert“ u. s. w. — Hierzu ist folgendes zu bemerken. Ganz allgemein genommen ist die gleichsinnige Abänderung der Keimzellen mit den Körperzellen einfach eine Voraussetzung des Lamarck'schen Prinzips, wobei dort noch angenommen wird, dass die eine Veränderung von der anderen verursacht werde. Auch Plate steht noch auf einem ähnlichen Standpunkte, indem er sagt: „Eine somatische Erwerbung ruft daher, wenn sie durch einen hinreichend starken und andauernden Reiz hervorgerufen wird, eine gleichsinnige Veränderung des genitalen Keimplasmas hervor“ etc. Seine Vorstellung ist folgende[1]). Schon Nägeli stellte sich das Idioplasma in Form eines Netzwerkes vor, welches den ganzen Körper durchzieht. Nach Plate's Annahme stelle das gesamte Keimplasma ein Netzwerk dar, dessen Knotenpunkte in den Kernen der verschiedenen Zellen liegen. Wenn das Keimplasma an einem Punkte der Peripherie durch einen Reiz getroffen und dadurch verändert wird, so wird es diese Erregung nach allen Seiten weiter leiten und bei genügender Intensität und Dauer des Reizes werden alle Teile des Keimplasmas — also auch das genitale Keimplasma in derselben Weise umgeändert werden. Bei Plate ist also die Veränderung des somatischen Keimplasmas die Ursache für die Veränderung des genitalen Keimplasmas.

An einer anderen Stelle seines Buches über Selektion (l. c. p. 82) spricht Plate aber von einem zweiten Prinzip, nämlich von „Simultanreizen“, die zugleich auf Soma und Genitalzellen wirken, und er hebt hervor, „dass alle Reize unter Umständen simultan wirken können.“ Diese seine Anschauung, welche er merkwürdigerweise in seiner Polemik nicht erwähnt, ist es, welche mit dem

1) L. Plate, Über die Bedeutung des Darwin'schen Selektionsprinzips, 2. Auflage, Leipzig 1903, p. 78. Ich bemerke hier, dass wohl jede Reizleitung eine „chemische Reizleitung“ genannt werden könnte, und dass diese Beziehung daher für die Anschauung Nägeli's und Plate's gelten könnte.

„Prinzip der adäquaten Abänderungen“ eher übereinstimmt, nicht aber jene von der Reizleitung.

Ganz anderes als Plate's Übertragung der Abänderungen durch Reizleitung sagt also der Begriff der „adäquaten Abänderungen“ („korrespondierende Abänderungen“, Weismann 1888)[1]) aus. Ich selbst gab 1889 meiner mit Weismann übereinstimmenden Anschauung mit folgenden Worten Ausdruck: „Äußere Einflüsse sehr allgemeiner Natur, wie Klima, Ernährung, welche in mehr bestimmter Weise auf den Körper wirken, indem sie z. B. Veränderungen in der Behaarung, Farbe, Größe veranlassen, werden auch in den Fortpflanzungszellen gleichsinnige latente Veränderungen bewirken, die erst in der nächsten Generation zur Geltung kommen“ (Lehrb. 1889, p. 236). Meine neueren Ausführungen gehen aber weit über diese früheren hinaus; sie unterscheiden sich von denselben in zwei wesentlichen Punkten. Erstens wird eine andere Vorstellung über die Wirkungsweise der äußeren Einflüsse eingeführt, die stets nur indirekt auf die Generatüle wirken sollen. Auch solche sehr allgemeiner Art (z. B. feuchtes Klima oder Kälte u. s. w.) haben zunächst immer eine veränderte Beanspruchung der ergastischen Substanzen im Organismus zur Folge, und diese erst wirken vermittelst der Ergatine auf die Generatüle sowohl der Körperzellen als auch der Keimzellen in korrespondierender Weise ein; und dann erst, als Rückwirkung auf die neuen Ergatüle erfolgen korrespondierende Abänderungen am Individuum selbst und an der nächsten Generation. Zweitens findet dieses Prinzip solchermaßen eine sehr erweiterte, ja allgemeine Anwendung auf die mannigfaltigsten äußeren Einflüsse und physiologischen Betätigungen des Körpers, so dass es an Stelle des Lamarck'schen Prinzips der Vererbung direkter Abänderungen gesetzt werden kann. — Wenn aus dieser etwas längeren Auseinandersetzung eine bessere Übersicht der verschiedenen einander verwandten Anschauungen (Weismann 1888, Hatschek 1889, Plate 1903, Hatschek 1906) hervorgeht, so hat dieselbe ihren Zweck erreicht, da dieses einer Weiterentwickelung der Frage zustatten kommen könnte.

Plate widmet einen großen Teil seiner Ausführungen dem immer wiederholten Vorwurfe, dass meine Theorie entgegen meiner eigenen Absicht „ganz durchsetzt ist von deterministischen Vorstellungen“. Wohl meint er, dass durch meine Anschauung, nach welcher die Differenzierung im Laufe der Ontogenie von den Ergatülen des Protoplasmas abhängt, die in fortschreitend divergenter

1) A. Weismann, Vermeintliche Botanische Beweise für die Vererbung erworbener Eigenschaften, Erlangen 1888. — Die dort gebrauchte Bezeichnung „korrespondierende Abänderung“ ist die ältere; dieselbe war mir bei meinem Vortrage nicht in Erinnerung, ich werde sie weiterhin aber statt des Ausdruckes „adäquate Abänderung“ anwenden.

Richtung sich verändern, ich mich „zu den präformistischen Theorien in Gegensatz gestellt hätte“, — „wenn ich bei dieser Auffassung stehen geblieben wäre“. Er kommt aber doch zu dem Schlusse: „Es ist Hatschek keineswegs gelungen, so wie er es in dem Vorworte ankündigt, die Determinantentheorie zu erschüttern, denn eine Analyse seiner Hypothese zeigt, dass sie selbst durch und durch deterministisch gedacht ist.“ Gesetzt den Fall, dass meine Hypothese richtig ist oder richtiges enthält — in dem Sinne als dies bei einer Hypothese überhaupt möglich ist — so könnte ich mit dem Vorwurf, dass sie dennoch präformistisch ist, mich wohl abfinden. Ich glaube aber, dass mein Gegensatz zur Determinantenlehre, den ich in der Vorrede betont habe, auch aus meinen Ausführungen hervorgeht, selbst wenn man dort die wenigen Worte, die sich direkt darauf beziehen, streichen wollte.

Zweierlei ist in dieser Hinsicht zu beachten.

Als Determinanten sind von allen Autoren, welche derartige Eigenschaftsträger voraussetzen, voneinander unabhängige lebendige Teilchen angenommen worden. Auch ich habe, indem ich mich gegen „die Präexistenz der organischen Mannigfaltigkeit“ wende, den Begriff der Determinanten in diesem Sinne genommen. Anders aber Plate, welcher eine einzelne Atomgruppe des Biomoleküls, einen „Bezirk“ der Atomarchitektur, der an und für sich nicht die Eigenschaft lebendiger Substanz besitzt, auch als Determinante bezeichnet wissen will. Bestenfalls kann seine Einwendung also nur als ein Streit um Worte bezeichnet werden.

Sodann sei auch folgendes bemerkt. Die selbständige Veränderlichkeit der Körperteile (Weismann) oder der Körpereigenschaften (de Vries) ist eine Annahme, die den Determinantenlehren eigentümlich ist. Weismann (1892) hat einen bemerkenswerten Satz aufgestellt, welcher lautet: „Wir haben in den selbständig und erblich veränderlichen Teilen des Körpers ein genaues Maß für die Zahl der kleinsten Lebensteilchen, welche das Keimplasma zusammensetzen müssen; weniger können es nicht sein“ (gesperrter Druck im Original). Und er kommt weiterhin zu dem Schlusse: „Bei allen höheren Tieren muss die Anzahl dieser Einheiten eine sehr große sein.“ Ich selbst hatte (1889) im Gegensatz hierzu einen korrelativen Zusammenhang der Abänderungen (im Sinne Darwin's), und zwar in ausgedehntester Weise, angenommen: „Es herrscht eine bedeutende Gebundenheit und Begrenztheit der Variabilität“ — „Es kann nicht der eine Körperteil in dieser, der andere in jener Richtung variieren“ — „Das Variieren der verschiedenen Körperteile steht in gegenseitiger Beziehung“ — u. s. w. (Lehrb. 1889, p. 237). Meine heutigen An-

---

1) A. Weissmann, Das Keimplasma, Jena 1892, p. 73.

schauungen bewegen sich in ähnlichen Bahnen. Ich habe jenen Gedanken nun eine viel schärfere Fassung gegeben, indem ich sage: Eine Abänderung des Generatüls wird bei allen von ihm ableitbaren verschiedenartigen Ergatülen eine Abänderung bedingen, die aber nicht bei allen zu einem erkennbaren biologischen Effekte führen muss; bei den einen wird dies der Fall sein, bei den anderen nicht. Mehrfache Abänderungen in der Atomanordnung des Generatüls sind nur in einem gewissen Grade, also relativ unabhängig voneinander, da die gesamte Atomarchitektur des Moleküls einem einheitlichen Kräftesystem entspricht. Auch eine funktionelle vererbte Abänderung des Körpers ist nach meiner Vorstellung nicht streng unabhängig, d. h. sie erfolgt nicht ohne eine gewisse Veränderung der Gesamtkonstitution des Körpers, und mehrfache Abänderungen werden im Verhältnis gegenseitiger Beeinflussung bei der Vererbung stehen.

Meine vorhergehenden Auseinandersetzungen haben sich darauf beschränkt, Plate's irrige Darstellung meiner Hypothese abzulehnen, und ich würde nun erst dazu kommen, mich mit seinen eigentlichen theoretischen Einwürfen zu befassen. Er wendet sich erstens gegen meine Unterscheidung von Generatülen und Ergatülen, welche den Ausgangspunkt meiner ganzen Hypothese bildet — ein Zusammenhang, der allerdings von Plate vollkommen verkannt wird —, zweitens gegen meine Erklärung des Differenzierungsprozesses, bei welcher eine fortschreitende divergente Umwandlung der Ergatüle des Zellplasmas ohne eine direkte Bewirkung durch die Vererbungssubstanz angenommen wird, und drittens gegen meine Ergatintheorie, die eine Übertragung spezifischer Substanzteilchen von den Ergatülen auf die Generatüle voraussetzt. Alle seine Einwendungen sind so missverständlicher Art, dass deren Widerlegung mir selbstverständlich erscheint — dabei berührt er aber nicht die wirklichen Schwierigkeiten der Theorie. Ich glaube daher nicht weiter hierauf eingehen zu müssen.

Ob meine Hypothese einen theoretischen Fortschritt anbahnen wird — das lässt sich wohl nicht so ohne weiteres entscheiden, wie Plate dies tut. Seine Auffassung meiner Ideen ist so unzureichend, dass sein Urteil hierüber nicht als maßgebend gelten kann.

Es scheint mir wünschenswert, dass die zukünftige Diskussion sich zunächst mit dem ersten Hauptsatze meiner Hypothese beschäftigen möchte, welche aussagt:

Die Kernsubstanz ist in ihrem wesentlichsten Teile jugendliche Zellsubstanz.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der kgl. bayer. Hof- u. Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik — Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

XXVII. Bd. 15. Mai 1907. № 11.

Die Überempfindlichkeit der Organismen.

Von Dr. S. Prowazek.

Die den Organismus umgebende Außenwelt wirkt durch ihre Zustandsänderungen als Reiz auf denselben ein und löst ein seiner Organisation entsprechendes Antwortgeschehen aus. Häufig wiederkehrende Reize können zwei verschiedene Erscheinungen zur Folge haben. Entweder wird der Organismus gegen dieselben gleichsam abgestumpft, er wird durch zusammengesetzte, bis jetzt noch nicht völlig aufgeklärte Vorgänge gegen die Reize unempfindlich oder immun (z. B. die auf *Plumularia* raumparasitisch lebende Vorticelle gegen das Nesselkapselgift dieses Hydroiden; manchmal dringen die Nesselkapseln in das Infusor ein, ohne es zu töten) oder aber das Lebewesen wird im Laufe der Zeit empfindlicher. Dem Organismus wohnt — wie im beschränkten Maße der Materie überhaupt — die Fähigkeit der Retention inne, durch die dann oft wiederkehrende Reize leichter ein Antwortgeschehen auslösen; man pflegt in diesem Falle von „Bahnungen" zu sprechen. Es kann aber auch der Fall eintreten, dass der Organismus, der für gewisse Reize unempfindlich oder immun geworden ist, auf dieselben Reize von geringerer Intensität plötzlich reagiert, ja dass dieses Antwortgeschehen, das durch die Bahnungen einen konstanten, mit dem Schein der Zweckmäßigkeit behafteten Charakter angenommen hat, den Zustand des

Lebewesens bedroht und in Frage stellt. Dieses fast paradoxe Phänomen bezeichnet man als Überempfindlichkeit. Sie ist zuerst auf dem Gebiet der Immunitätslehre beobachtet worden. Behring hat bei gegen Tetanus hoch immunisierten Tieren die Beobachtung angestellt, dass in der Folge kleinere Mengen des Tetanustoxins die Versuchstiere töten und nannte diese Erscheinung die paradoxe Reaktion. Dieses Phänomen hat dann Kretz (Zeitschr. f. Heilkunde, 23. Bd.) genauer untersucht und fasst „die gesteigerte Giftempfindlichkeit des aktiv immunen Tieres als jene Periode der Reaktion nach der Gifteinverleibung auf, in der die regeneratorische Seitenkettenvermehrung im Protoplasmamolekül schon eingetreten ist, aber die überzählig gebildeten Seitenketten noch nicht in die Zirkulation ausgestoßen sind, sondern am Molekül und an der Zelle noch festhängen“, wodurch plötzlich die Vergiftung eintritt. Bei der Tuberkulose wurden von einer ganzen Reihe von Autoren, von denen hier nur Courmont, Strauß und Gamaleia. Babes und Proca, Möller, Löwenstein genannt werden mögen, ähnliche Beobachtungen angestellt. Richet (Archivio d. Fisiologia 1904) konnte durch Aktiniengiftinjektionen eine Immunität bei seinen Versuchstieren gegen dieses Gift erreichen, wiederholte er aber diese Injektionen, so gingen die Tiere an Überempfindlichkeit zugrunde. Dieser Forscher nannte die Erscheinung „Anaphylaxie“.

Bei ihren Versuchen mit Tertiärsyphilitischen konnten Finger und Landsteiner (Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissenschaften, Bd. CXV, 1906) die Tatsache feststellen, dass der teilweise immune Organismus dem Syphiliserreger gegenüber in veränderter Weise gleich mit tertiären Hautsyphiliden (*Tubercula cutanea*, ulzeröses Hautsyphilid) reagiert, sie setzen diese Erscheinung mit dem Phänomen der Überempfindlichkeit in Parallele. Ähnliche Verhältnisse liegen bei der Vaccine vor, worauf zuerst Pirquet die Aufmerksamkeit gelenkt hatte. Im allgemeinen gelingt es noch in einer 1 : 1000 verdünnten Vaccineglyzerinlymphe typische Vaccinepusteln in den meisten Fällen zu erzeugen; wird eine größere skarifizierte Hautfläche mit derart verdünnter Lymphe behandelt, so erhält man nun an einzelnen Stellen diseminierte Reaktionsherde, ein Zeichen, dass die Vaccine durch einen minutiösen, korpuskulären Erreger, der durch die Verdünnung nur in geringer Individuenzahl auf die Skarifikationsstelle gebracht wurde, hervorgerufen wird. Durch wiederholte, durch zwei Jahre fortgesetzte Vaccinationen konnte ich jedoch meinen Organismus so überempfindlich machen, dass er jedesmal mit einer abgekürzten Inkubationszeit selbst auf 1 : 10000 verdünnte Vaccinelymphe reagiere. Die Impfstellen sind bereits innerhalb von 24 Stunden etwas oedematös, stark gerötet und besitzen etwas erhabene, gewallte Ränder, wodurch sie sich wesentlich von den Kontrollimpfstellen mit Glyzerin, Dysenterie-

serum und Kaninchenserum unterscheiden. Trotzdem muss man in diesem Falle von einer Immunität der äußeren Hautdecke sprechen, wenn auch das eigene Serum selbst keine deutlichen parasiticiden Eigenschaften besitzt. Denn dieses bei 57° eine Stunde lang inaktivierte Serum mit entsprechendem Komplement versetzt und sowohl mit Glyzerinlymphe als auch Kaninchenkorneavaccine durch 24 Stunden zusammengebracht, beeinflusste in keiner Weise das Vaccinevirus. Dagegen entstanden bei wiederholten Superinfektionen keine gedellten typischen Pusteln mehr, sondern die Impfstellen trockneten eben wegen der Immunität des Ektoderms einfach ab. Man muss in unserem Falle also die Immunitätserscheinung von der Reaktion des Organismus auf das eingebrachte Virus hin scharf voneinander unterscheiden, und im letzteren Sinne ist der Organismus überempfindlich geworden, nur er verhält sich anders als ein zum ersten Male geimpfter Organismus. Seine Reaktionsart ist wesentlich geändert, er hat gleichsam eine neue Eigenschaft gewonnen. — Auf den Zusammenhang zwischen Immunität und Überempfindlichkeit hat in klarer Weise Pirquet (Münchner med. Wochenschr., Nr. 30, 58. Jahrg.) hingewiesen, gleichzeitig aber betont, dass man beide Erscheinungen auseinanderhalten müsse, zumal die Bedeutung der Worte selbst im kontradiktorischen Gegensatz steht. Für die durch wiederholte Giftinjektionen hervorgerufene Zustandsänderung des Organismus führt Pirquet den Ausdruck Allergie (nach Analogie von Allotropie, Allorhythmie) ein. Die Paradoxie der oben erwähnten Tetanus- und Tuberkuloseüberempfindlichkeit kann man sich unschwer im Sinne der neueren Immunitätslehre dahin erklären, dass nach der ersten Giftzufuhr das Protoplasma mit der Produktion zahlreicher Gegenkörper, die das Gift entgiften und die selbst Teile des Protoplasmamoleküls sind, antwortet; es findet im Sinne von Weigert eine regeneratorische Überproduktion der Antikörper statt. Nach dem ersten Ansturm werden aber diese Schutztruppen nicht so rasch mobil gemacht, die Rezeptoren bleiben an dem eigentlichen Protoplasmamolekül sitzen, wodurch sie bereits eine größere Avidität zu dem zugeführten Gift im Verhältnis zu den freien Antikörpern erlangen, das Gift an sich reissen und so als sessile Rezeptoren mit größerem Bindungsreiz (Wassermann) das Protoplasma selbst schädigen. Falls man sich nicht auf den Boden der Seitenkettentheorie stellen will, kann man diese Erklärung ohne Mühe in die Ausdrucksweise der Vorstellungen über den kolloidalen Aufbau der Eiweißkörper übertragen, worauf aber an dieser Stelle nicht weiter eingegangen werden kann. Der Vollständigkeit wegen seien hier noch einige Fälle der Überempfindlichkeit genannt. Die roten Blutkörperchen der Ziege sind dem Aalserum gegenüber wenig empfindlich, durch Vorbehandlung der

Ziege mit steigernden Dosen des Serums werden sie aber mit der Zeit derart empfindlich, dass sie selbst durch geringe Mengen des Serums in vitro nach Jacoby sofort gelöst werden.

Überempfindlichkeit besteht nach Wolff-Eisner beim Heufieber dem Pollen verschiedener Gramineen gegenüber, und etwas ähnliches wird auch bei der Urtikaria, die beim Genusse der Erdbeeren, Ananas oder verschiedener Krebse bei manchen Personen auftritt, vorliegen. Auch jene eigenartigen Hauterscheinungen, die auf Reizungen von seiten der chinesischen Primel, der Scilla und anderer Pflanzen zurückzuführen sind, mögen wohl hierher gehören. Spongienfischer leiden manchesmal an eigenartigen Hautödemen, die auf eine veränderte Reaktionsweise ihres Organismus zurückzuführen sind.

Von besonderem Interesse scheint es zu sein, dass das Phänomen der Überempfindlichkeit hauptsächlich bei aktiv hoch immunisierten Organismen beobachtet worden ist und daher tiefer in der ganzen zytogenen Organisation begründet sein muss, im Gegensatz zu den passiv immunen Lebewesen, bei denen sich die Immunität mehr auf einer humoralen Grundlage aufbaut.

Der überempfindliche Organismus reagiert den Reizen gegenüber anders, er hat neue Eigenschaften erworben. Ja, seine protoplasmatischen Eigenschaften im engeren Sinne des Wortes können sogar auf direktem Wege soweit geändert werden, dass die Selbsterhaltung des organischen Systems, wie dies gerade bei den aktiv immunen Organismen beim Tetanus, Aktiniengift etc. der Fall ist, negiert wird. Andererseits dürfte das Prinzip der Überempfindlichkeit gerade bei der Formenbildung der Lebewesen auf direktem Wege (z. B. insektenfressende Pflanzen) wirksam gewesen sein, indem in verhältnismäßig kurzer Zeit der Organismus seine Reaktionsweise selbst geringen Reizen gegenüber veränderte (Vaccine) und neue Eigenschaften gewann, die inniger dem genannten Protoplasma (paradoxe Reaktion der aktiv immunen Tiere) anhaften und daher auch leichter vererbt werden können.

Beiträge zur Kenntnis der die Insektenentwickelung beeinflussenden Faktoren.

Von Dr. Curt Hennings,

Privatdozent der Zoologie an der Technischen Hochschule in Karlsruhe.

(Mit einer Kurventafel, Taf. 1).

Zwischen den Idiothermen und den Poikilothermen besteht nicht nur ein Unterschied in bezug auf die eigene Körpertemperatur, sondern auch hinsichtlich der Entwickelung. Bei den ersteren ist die Dauer der Entwickelung eine fixierte, mag diese nun innerhalb des mütterlichen Organismus vor sich gehen, wie bei den Säugetieren, oder außerhalb desselben, wie bei den Vögeln. Beim Hühnchen beispielsweise beträgt bekanntlich die Brutwärme 40° C. und

die Brutdauer 21 Tage; sinkt während dieser Zeit die Temperatur des Eies nur um wenige Grad, so stirbt der Embryo ab.

Ganz anders bei den „Wechselwarmen". Für die Amphibien z. B. lehren die kürzlich veröffentlichten Experimente R. Hertwig's (1906), dass bei niederer Temperatur gezüchtete Froschlarven erheblich größer wurden als solche, die in der Wärme gezüchtet wurden. Unter den Wirbeltieren jedoch liefern die Fische die bekanntesten Beispiele dafür, dass bei Erniedrigung der Temperatur der Umgebung, hier also des Wassers, die Embryonalentwickelung nicht etwa ganz unterbrochen, sondern nur verlangsamt wird; für den Lachs beträgt die sogen. „Inkubationsdauer" bei 4° R. 106 Tage, bei 6° R. 71 und bei 8° R. 53 Tage, für den Bachsaibling bei 5,5° R. 73 und bei 8° R. 50 Tage u. s. w. Dies hat dazu geführt, dass man direkt mit einem konstanten Faktor, der „Wärmemenge" rechnen kann, die in den beiden genannten Fällen 424° R. ($4 \times 106 = 6 \times 71 = 8 \times 53$) bezw. 400° R. ($5{,}5 \times 73 = 8 \times 50$) beträgt. Umgekehrt kann man — wie dies praktisch bei der künstlichen Fischzucht durchgeführt wird — die Inkubationsdauer beliebig regulieren, indem man dem Wasser die entsprechende Temperatur gibt.

Es lag nahe, diese „Wärmemenge", deren Bedeutung man zuerst bei den Fischen kennen gelernt hatte, nun auch bei den Evertebraten zu suchen, zumal Boussingault (1844) bereits bei den Pflanzen etwas ähnliches gefunden zu haben meinte: nach ihm soll die Summe der mittleren Tagestemperatur während der Vegetationszeit einer jeden Art eine konstante sein, während die Vegetationszeit selbst variieren könne. Ich will mich hier unter den wirbellosen Tieren auf die Insekten beschränken: nachdem man bei einer Reihe von diesen beobachtet hatte, dass sie in verschiedenen Gegenden zu verschiedenen Zeiten erscheinen, wurde auch für sie die Theorie von der konstanten Wärmesumme angenommen. Das Schulbeispiel hierfür bildet seit langem der Maikäfer (*Melolontha vulgaris* L.), der in Südwestdeutschland sowie in der Schweiz und in Frankreich eine dreijährige Generation hat, d. h. er durchläuft hier die Entwickelung vom eben abgelegten Ei bis zu dem aus diesem Ei entstandenen, erwachsenen und geschlechtsreifen Käfer innerhalb drei Jahren, während in Norddeutschland die Generation eine vierjährige ist. Für ihn suchte bereits Ratzeburg (1876) die Wärmemenge zu berechnen und gelangt zu dem Schluss: „Schließlich kommt hier alles, wie bei den Pflanzen, auf die „Wärmesumme" in Boden und Luft an, welche eine Gattung oder Art zu ihrer Entwickelung bedarf." In ähnlicher Weise gibt Regener (1865) für das Ei-, das Raupen- und das Puppenstadium des Kiefernspinners (*Dendrolimus pini* L.) folgende Zahlen an: Bei 15—19° C.: 20, 119 und 49 Tage, bei 20—24° C. 17, 67 und 26 Tage, bei 24—28° C. 16, 56 und 21 Tage.

Bei wenigen Insektengruppen spielt die Dauer der Entwickelung praktisch eine so hervorragende Rolle wie bei den sogen. Borkenkäfern (*Scolytidae*), bei denen es sich aber nicht, wie bei dem Maikäfer, um mehrjährige Generationen, sondern umgekehrt um eine oder mehrere Generationen innerhalb von 12 Monaten handelt. Die Frage nach der Zahl der jährlichen Generationen bildet das Thema zahlreicher Polemiken und ist auch heute noch nicht für alle Vertreter der Familie geklärt, obgleich ihre wirtschaftliche Bedeutung eine eminente ist.

Es ist hier nicht der Ort, um auf diese „Generationenfrage" näher einzugehen, ich tue dies an anderer Stelle (1906), hinweisen möchte ich nur darauf, dass für die Lösung dieser Frage verschiedene Faktoren in Betracht kommen, nämlich 1. die sogen. Schwärmtemperatur, d. h. diejenige Temperatur, bei welcher die Borkenkäfer ihre Geburtsstätten in großen Schwärmen verlassen, um sich neues, zum Brüten geeignetes Material zu suchen. 2. Die Legezeit, d. h. die Zeit, welche zwischen der Ablage des ersten und des letzten Eies ein und desselben Weibchens vergeht. 3. Die Entwickelungsdauer vom Ei bis zum Imago. 4. Die Brutbereitschaft der jungen Imagines und das Schicksal der sogen. Altkäfer, d. h. derjenigen Käfer, die bereits einer Generation das Leben gegeben haben.

Da diese vier Faktoren sich nicht für alle Borkenkäfer gleich verhalten, so wird auch die Frage nach der jährlichen Generationszahl nicht ohne weiteres generell für sämtliche Mitglieder der Familie zu beantworten sein; es scheint jedoch — und darauf hat auf Grund eigener Beobachtungen und Versuche namentlich Nüsslin (1904, 1905, 1906) hingewiesen — die Anschauung des Borkenkäfer-Monographen Eichhoff (1881) für die Mehrzahl dieser Tiere ihre Gültigkeit zu behalten: Eichhoff hatte seine Ansicht dahin zusammengefasst, „dass bei den Borkenkäfern eine mindestens doppelte Generation alljährlich die Regel ist und dass selbst eine dreifache nicht ganz ausgeschlossen ist."

Auch für die Borkenkäfer nahm man bisher an, dass Legezeit und Entwickelungsdauer hauptsächlich oder ausschließlich durch die Lufttemperatur beeinflusst würden. Schon Ratzeburg (1837), Eichhoff (l. c.) und später Nitzsche (1895) glaubten dies, und bis in die neueste Zeit ist auch hier der Versuch gemacht worden, für die eine oder die andere Form eine annähernd fixierte „Wärmesumme" zu berechnen; so gibt Knoche (1904) für den großen Kiefernmarkkäfer *Myelophilus piniperda* L. folgende Zahlen: es bedarf das Embryonalstadium einer Wärmesumme von 409,2°, das Larvenstadium 512,5°, das Puppenstadium 154° und das Jungkäferstadium von der Entpuppung bis zum Ausflug 142°. Die entsprechenden Zahlen für den kleinen bunten Eschenbastkäfer *Hylesinus fraxini* F. sollen nach demselben Autor (l. c.) lauten: 424,4°

für das Embryonal-, 445,3° für das Larven- und 502° für das Puppen- und Jungkäferstadium. Auf Grund dieser Beobachtungen meint Knoche sogar, dass die Kenntnis wenigstens der ungefähren Temperatursumme, die eine Art zu ihrer Entwickelung benötigt, es uns möglich macht, die jeweils zu erwartende Generationszahl im voraus zu berechnen.

Dass auf die Legezeit und die Entwickelungsdauer auch noch andere Faktoren außer der Temperatur einen Einfluss haben, ist bisher nicht oder doch nicht genügend beachtet worden, und ich habe bei einem anderen Scolytiden, bei dem achtzähnigen Fichtenborkenkäfer oder Buchdrucker, *Tomicus typographus* L., gerade in dieser Richtung Experimente angestellt, deren Resultate neben dem speziell forstlichen vielleicht auch einiges allgemein-biologische Interesse haben.

Auch bei *Typographus* wurde bisher als wichtig nur die für die Entwickelung erforderliche Wärmesumme angesehen, die von Uhlig (1875) auf 1145° (= täglich durchschnittlich 22,02° C.) für die erste Brut und auf 1228,5° (= täglich durchschnittlich 20,48° C.) für die zweite Brut berechnet wurde. Dass nicht nur „kalte“, sondern auch „nasskalte“ Witterung die Entwickelung verlangsamt, hatten schon früher die Beobachtungen im Freien gelehrt; mein Bestreben ging dahin, den Einfluss der Luftfeuchtigkeit ebenso wie den der Temperatur zahlenmäßig darzustellen, und ich habe daher den Käfer unter acht verschiedenen Bedingungen gezogen, nämlich bei 24°, 20°, 17° und 14° C. und für jede dieser Temperaturen wieder sowohl bei c. 55 % wie bei c. 96 % Luftfeuchtigkeit[1]). Im folgenden sind diese acht Modifikationen bezeichnet als 24° = trocken, 24° = feucht u. s. w.

Sobald die *Typographus*-Käfer ihre Entwickelung vollendet haben und ihre inneren und äußeren chitinigen Teile erhärtet sind,

1) Diese Abstufung und die genaue Innehaltung der gewählten Temperatur und Luftfeuchtigkeit wurde mir durch folgenden Apparat ermöglicht: vier große Kästen von je 1 m Höhe, Breite und Länge lassen sich jeder durch die bekannte Thermostateneinrichtung auf konstanter Temperatur erhalten; jeder Kasten ist auf zwei gegenüberliegende Seiten zu öffnen und durch eine dichtschließende Glaswand in zwei Abteilungen zerlegt, von denen die eine durch regelmäßiges Begießen mit Wasser feucht, auf 95—98 % Luftfeuchtigkeit, die andere durch Chlorcalcium und Entfernen jeglichen, von den eingebrachten Fichtenstammstücken herrührenden Niederschlags trocken, auf 55—56 % Luftfeuchtigkeit erhalten wurde. Die Feuchtigkeitsgrade wurden mit dem Hygrometer konstatiert. Ein elektrisch betriebener, durchschnittlich jeden Tag auf 1/2—1 Std. in Tätigkeit gesetzter Ventilator sorgte für Zuführung frischer Luft. — Der Direktor des hiesigen Instituts, Herr Geheimrat Nüsslin, hatte diesen Apparat früher zu anderen Zuchtversuchen konstruiert und gestattete mir freundlichst die Benützung zu den vorliegenden Experimenten. Hierfür, sowie für die Unterstützung bei Beschaffung des Materials u. s. w. bin ich Herrn Geheimrat Nüsslin zu großem Danke verpflichtet, dem ich auch hier Ausdruck geben möchte.

verlassen sie ihre Geburtsstätte und bohren sich durch die Fichtenrinde hindurch nach außen. Dies geschieht bei geeigneter Witterung meist in solchen Mengen, dass man im Freien direkt von „Massenschwärmen“ sprechen kann. Bei diesem Ausschwärmen wird nur der eine Zweck verfolgt, neues Material zum Einbohren zu suchen: ist es gefunden, so bohren sich die Käfer sofort in die Rinde ein und man findet sie dann meist familienweise beisammen. Eine solche „Familie“ besteht aus einem ♂ und 2—3 ♀♀. Diese letzteren beginnen nun bald mit der Anlage eines sogen. „Mutterganges“, eines von außen nicht sichtbaren, in der Rinde und zwar in der Längsrichtung des Stammes verlaufenden Kanals, der nur wenig breiter ist als das Tier selbst. Hier nagt dann das Weibchen rechts und links kleine Gruben aus, in denen es je ein Ei deponiert; nach Ablage von ungefähr je sechs Eiern bedarf es erneuter Kopulation, ohne die keine weiteren Eier abgesetzt werden. Nach Beendigung der Embryonalentwickelung schlüpfen die jungen Larven aus: sie nagen sich nun eigene, sogen. „Larvengänge“, die annähernd senkrecht vom Muttergang abgehen und je weiter sie sich von diesem entfernen, desto breiter werden, entsprechend der allmählichen Größenzunahme der Larve. Der Gang endet mit der sogen. „Puppenwiege“, einer etwas geräumigeren, aber gleich dem Mutter- und Larvengang vollständig in der Rinde gelegenen Kammer, in welcher die Verpuppung stattfindet. Der junge Imago („Jungkäfer“), der nach Beendigung der Puppenruhe erscheint, ist noch vollständig weiß und ganz weich, er bedarf noch einiger Zeit, bis er genügend erhärtet, gebräunt und stark genug ist, um sich dann erst unter der Rinde hervorzuwagen und zum „Freikäfer“ zu werden.

Aus der beigegebenen Kurventafel ist nun ersichtlich, in welcher Weise Temperatur und Luftfeuchtigkeit den Termin der Ablage des ersten Eies (I. E.) und des letzten Eies (l. E.) desselben Weibchens, sowie das Erscheinen der ersten Larve (L.), der ersten Puppe (P.), des ersten Jungkäfers (JK.) und des ersten Freikäfers (FrK.) beeinflusst. Da ich mit konstanter Temperatur und Feuchtigkeitsgraden arbeitete, so erübrigt es sich, auch die letzte Larve, letzte Puppe u. s. w. anzugeben: die letzte Larve erschien naturgemäß um so viel später als die erste Larve, wie das letzte Ei später als das erste abgelegt war; das gleiche gilt für die Puppe, den Jung- und den Freikäfer. Die Zahlen in der obersten Reihe der Tafel bedeuten die Anzahl Tage, die vergehen, bis die einzelnen Stadien bezw. das erste und das letzte Ei erschienen. Aus der Tafel ist auch gleichzeitig die verschiedene Dauer der einzelnen Entwickelungsstadien erkennbar.

Ich will nunmehr versuchen, den Einfluss der Wärme und Feuchtigkeit der Luft auf die Legezeit und die Stadien gesondert darzustellen.

I. Das erste Ei erscheint:

	Durch Feuchtigkeitsunterschiede bedingte Zeitdifferenz	
bei 24° trocken nach 1 Tg.	— $^1/_2$ Tg. —	b. 24° feucht n. $1^1/_2$ Tg.
durch Wärmeuntersch. bed. Zeitdiff.: 0 Tg.		$^1/_2$ Tg.
bei 20° trocken nach 1 Tg.	— 1 Tg. —	b. 20° feucht n. 2 Tg.
durch Wärmeuntersch. bed. Zeitdiff.: $2^1/_2$ Tg.		$2^1/_2$ Tg.
bei 17° trocken nach $3^1/_2$ Tg.	— 1 Tg. —	b. 17° feucht n. $4^1/_2$ Tg.
durch Wärmeuntersch. bed. Zeitdiff.: $1^1/_2$ Tg.		$2^1/_2$ Tg.
bei 14° trocken nach 5 Tg.	— 2 Tg —	b. 14° feucht n. 7 Tg.

Die Ablage des ersten Eies kann also — unter den im Experiment gewählten Verhältnissen — durch ein Herabgehen der Temperatur um 3—4° bei gleichbleibender Luftfeuchtigkeit im Maximum um $2^1/_2$ Tage verzögert werden; eine fast ebenso große Verzögerung, nämlich um 2 Tage, tritt aber ein, wenn bei gleichbleibender Temperatur die Luftfeuchtigkeit erhöht wird.

II. Das letzte Ei erscheint:

	Durch Feuchtigkeitsunterschiede bedingte Zeitdifferenz	
bei 24° trocken nach $4^1/_2$ Tg.	— $^1/_2$ Tg. —	b. 24° feucht n. 5 Tg.
durch Wärmeuntersch. bed. Zeitdiff.: 1 Tg.		5 Tg.
bei 20° trocken nach $5^1/_2$ Tg.	— $4^1/_2$ Tg. —	b. 20° feucht n. 10 Tg.
durch Wärmeuntersch. bed. Zeitdiff.: $9^1/_2$ Tg.		$8^1/_2$ Tg.
bei 17° trocken nach 15 Tg.	— $3^1/_2$ Tg. —	b. 17° feucht n. $18^1/_2$ Tg.
durch Wärmeuntersch. bed. Zeitdiff.: 7 Tg.		$10^1/_2$ Tg.
bei 14° trocken nach 22 Tg.	— 7 Tg. —	b. 14° feucht n. 29 Tg.

Temperaturunterschiede von 3—4° können also das Erscheinen des letzten Eies hinausschieben um 1—$10^1/_2$ Tage (24° trocken: 20° trocken und 17° feucht: 14° feucht); eine Erhöhung der Luftfeuchtigkeit bewirkt aber gleichfalls eine Verzöge-

rung, die bei hoher Temperatur (24°) nur ½ Tag, bei niederer Temperatur aber bis zu 7 Tagen (bei 14°) ausmacht.

III. Die Legezeit beträgt:

	Durch Feuchtigkeitsunterschiede bedingte Zeitdifferenz	
bei 24° trocken nach 3½ Tg.	— 0 Tg. —	b. 24° feucht n. 3½ Tg.
durch Wärmeuntersch. bed. Zeitdiff.: 1 Tg.		4½ Tg.
bei 20° trocken nach 4½ Tg.	— 3½ Tg. —	b. 20° feucht n. 8 Tg.
durch Wärmeuntersch. bed. Zeitdiff.: 7 Tg.		6 Tg.
bei 17° trocken nach 11½ Tg.	— 2½ Tg. —	b. 17° feucht n. 14 Tg.
durch Wärmeuntersch. bed. Zeitdiff.: 5½ Tg.		8 Tg.
bei 14° trocken nach 17 Tg.	— 5 Tg. —	b. 14° feucht n. 22 Tg.

Die Zeit, welche das Weibchen benötigt, um seine sämtlichen Eier abzulegen, kann durch ein Herabgehen der Temperatur um 1—8 Tage verlängert werden; aber auch hier zeigt sich der Einfluss der Luftfeuchtigkeit sehr deutlich, indem die Legezeit bei hoher Luftfeuchtigkeit bis zu 5 Tagen länger dauert als bei geringer.

IV. Das Embryonalstadium währt:

	Durch Feuchtigkeitsunterschiede bedingte Zeitdifferenz	
bei 24° trocken nach 5½ Tg.	— 1 Tg. —	b. 24° feucht n. 6½ Tg.
durch Wärmeuntersch. bed. Zeitdiff.: 3 Tg.		2 Tg.
bei 20° trocken nach 8½ Tg.	— 0 Tg. —	b. 20° feucht n. 8½ Tg.
durch Wärmeuntersch. bed. Zeitdiff.: 3 Tg		4 Tg.
bei 17° trocken nach 11½ Tg.	— 1 Tg. —	b. 17° feucht n. 12½ Tg.
durch Wärmeuntersch. bed. Zeitdiff.: 4½ Tg.		5½ Tg.
bei 14° trocken nach 16 Tg.	— 2 Tg. —	b. 14° feucht n. 18 Tg.

Die Verzögerung durch klimatische Einflüsse ist also bei der embryonalen Entwickelung verhältnismäßig gering: ein Sinken der

Temperatur kann dieses Stadium um einige, bis zu $5^1/_2$ Tagen verlängern; steigender Feuchtigkeitsgehalt der Luft macht sich bei 20⁰ überhaupt nicht, bei den anderen Wärmegraden durch eine Verzögerung um 1—2 Tage bemerkbar.

V. Das Larvenstadium dauert:

	Durch Feuchtigkeitsunterschiede bedingte Zeitdifferenz	
bei 24° trocken nach $5^1/_2$ Tg.	— $1^1/_2$ Tg. —	b. 24° feucht n. 7 Tg.
durch Wärmeuntersch. bed. Zeitdiff.: 2 Tg.		5 Tg.
bei 20° trocken nach $7^1/_2$ Tg.	— $4^1/_2$ Tg. —	b. 20° feucht n. 12 Tg.
durch Wärmeuntersch. bed. Zeitdiff.: $5^1/_2$ Tg.		$5^1/_2$ Tg.
bei 17° trocken nach 13 Tg.	— $4^1/_2$ Tg. —	b. 17° feucht n. $17^1/_2$ Tg.
durch Wärmeuntersch. bed. Zeitdiff.: $27^1/_2$ Tg.		$32^1/_2$ Tg.
bei 14° trocken nach $40^1/_2$ Tg	— $9^1/_2$ Tg. —	b. 14° feucht n. 50 Tg.

Von allen Entwickelungsstadien ist das larvale am meisten empfänglich für Einflüsse der Wärme und Feuchtigkeit: ein Herabgehen der Temperatur um nur 3—4⁰ hat im Maximum eine Verzögerung dieses Stadiums um $32^1/_2$ Tag, also um mehr als einen Monat, zur Folge. Wenn auch nicht ebenso groß, so doch recht bedeutend, bis zu $9^1/_2$ Tagen, ist die Verzögerung, wenn bei gleichbleibender Temperatur die Feuchtigkeit der Luft sehr erhöht wird.

VI. Das Puppenstadium beträgt:

	Durch Feuchtigkeitsunterschiede bedingte Zeitdifferenz	
bei 24° trocken nach $5^1/_2$ Tg.	— $^1/_2$ Tg. —	b. 24° feucht n. 6 Tg.
durch Wärmeuntersch. bed. Zeitdiff.: $5^1/_2$ Tg.		$6^1/_2$ Tg.
bei 20° trocken nach 11 Tg.	— $1^1/_2$ Tg. —	b. 20° feucht n. $12^1/_2$ Tg.
durch Wärmeuntersch. bed. Zeitdiff.: $3^1/_2$ Tg.		3 Tg.
bei 17° trocken nach $14^1/_2$ Tg.	— 1 Tg. —	b. 17° feucht n. $15^1/_2$ Tg.
durch Wärmeuntersch. bed. Zeitdiff.: 2 Tg.		$1^1/_2$ Tg.
bei 14° trocken nach $16^1/_2$ Tg.	— $^1/_2$ Tg. —	b. 14° feucht n. 17 Tg.

Wie das embryonale, so ist auch dieses Stadium gegenüber dem larvalen im ganzen wenig durch Änderungen in der Luftwärme und -feuchtigkeit zu beeinflussen; immerhin können Temperaturdifferenzen auch die Puppenruhe um einige, bis zu $6^1/_2$ Tage verlängern. Erhöhung der Luftfeuchtigkeit bewirkt nur eine Verzögerung von $^1/_2$—$1^1/_2$ Tage. Eigentümlich ist es, dass sich hier gerade bei höherer Temperatur ein Sinken derselben viel mehr bemerkbar macht als bei niederer, ganz im Gegensatz zu den Erscheinungsterminen des ersten und letzten Eies, zur Legezeit und zu den anderen Entwickelungsstadien. Das Puppenstadium währt z. B. bei 20° feucht $6^1/_2$ Tage länger als bei 24° feucht, aber bei 14° feucht nur $1^1/_2$ Tage länger als bei 17° feucht.

VII. Das Jungkäferstadium.

Ich habe oben schon betont, dass mit Beendigung der Puppenruhe die Entwickelung keineswegs abgeschlossen ist und dass der junge Imago nach der Entpuppung noch längere Zeit — wie wir sehen werden, unter allen Umständen wohl mindestens eine Woche — bedarf, ehe er die Fähigkeit besitzt, sich hervorzunagen und ins Freie zu gelangen. Ich glaube deshalb, dass es angebracht ist, diese an der Geburtsstätte unter der Rinde verbrachte Zeit mit in die gesamte Entwickelungsdauer einzubeziehen; sie währt:

	Durch Feuchtigkeitsunterschiede bedingte Zeitdifferenz	
bei 24° trocken nach $9^1/_2$ Tg.	— 3 Tg. —	b. 24° feucht n. $12^1/_2$ Tg.
durch Wärmeuntersch. bed. Zeitdiff.: $4^1/_2$ Tg.		$2^1/_2$ Tg.
bei 20° trocken nach 14 Tg.	— 1 Tg. —	b. 20° feucht n. 15 Tg.
durch Wärmeuntersch. bed. Zeitdiff.: $12^1/_2$ Tg.		12 Tg.
bei 17° trocken nach $26^1/_2$ Tg.	— $^1/_2$ Tg. —	b. 17° feucht n. 27 Tg.
durch Wärmeuntersch. bed. Zeitdiff.: $^1/_2$ Tg.		1 Tg.
bei 14° trocken nach 27 Tg.	— 1 Tg. —	b. 14° feucht n. 28 Tg.

Von vornherein ist man geneigt, dem jungen Imago eine größere Widerstandsfähigkeit gegen klimatische Einflüsse zuzuschreiben als der doch sonst bei den Insekten meist recht empfindlichen Puppe; hier sehen wir aber gerade das Umgekehrte: die gleichen Temperaturdifferenzen, welche das Puppenstadium um $6^1/_2$ Tage verlängerten, bringen dem Jungkäferstadium eine Verzögerung bis zu $12^1/_2$ Tagen! Auch eine Erhöhung der Luftfeuchtigkeit bei gleich-

bleibender Temperatur macht sich hier fühlbarer als bei der Puppe, indem eine solche Erhöhung die Dauer des Jungkäferstadiums um $^1/_2$—3 Tage verlängern kann.

VIII. Die ganze Entwickelung vom Ei bis zum Freikäfer zeigt naturgemäß die Summierung der durch Temperatur- und Luftfeuchtigkeitsunterschiede bedingten Differenzen; sie dauert:

	Durch Feuchtigkeitsunterschiede bedingte Zeitdifferenz	
bei 24° trocken nach 26 Tg.	— 6 Tg. —	b. 24° feucht n. 32 Tg.
durch Wärmeuntersch. bed. Zeitdiff.: 15 Tg.		16 Tg.
bei 20° trocken nach 41 Tg.	— 7 Tg. —	b. 20° feucht n. 48 Tg.
durch Wärmeuntersch. bed. Zeitdiff.: $24^1/_2$ Tg.		$24^1/_2$ Tg.
bei 17° trocken nach $65^1/_2$ Tg.	— 7 Tg. —	b. 17° feucht n. $72^1/_2$ Tg.
durch Wärmeuntersch. bed. Zeitdiff.: $34^1/_2$ Tg.		$40^1/_2$ Tg.
bei 14° trocken 100 Tg.	— 13 Tg. —	b. 14° feucht n. 113 Tg.

Diese Übersicht ist in mehrfacher Beziehung interessant: zunächst zeigt sich, dass bei den von mir gewählten Wärmeverhältnissen eine Differenz von nur 3—4° die Entwickelung um 2—6 Wochen oder genauer um 15 Tage (24°—20° = trocken) bis zu $40^1/_2$ Tage (17°—14° = feucht) verzögern kann. Erhöhung der Luftfeuchtigkeit vermag aber die Dauer der ganzen Entwickelung um 1—2 Wochen zu verlängern, und zwar macht sich dieser hemmende Einfluss der erhöhten Luftfeuchtigkeit um so mehr geltend, je niedriger die Temperatur ist: er bewirkt bei 24° eine Verzögerung um nur 6 Tage, bei 14° eine solche von 13 Tagen.

Aus dieser Tabelle geht ferner hervor, dass von einer auch nur annähernd konstanten für die Entwickelung erforderlichen „Wärmesumme" keine Rede sein kann: die Temperaturen für die einzelnen Wärme- und Feuchtigkeitsgrade betragen:

bei 24°	=	trocken	624°
„ 24°	=	feucht	768°
„ 20°	=	trocken	820°
„ 20°	=	feucht	960°
„ 17°	=	trocken	1113,5°
„ 17°	=	feucht	1232,5°
„ 14°	=	trocken	1400°
„ 14°	=	feucht	1582°

und diese Zahlen lassen sich in keiner Weise auf ein allgemeines für eine Vorausberechnung anwendbares Schema zurückführen.

Schließlich wird durch diesen Versuch noch bewiesen, dass die Entwickelung des *Typographus* unter günstigen Umständen noch beträchtlich schneller vor sich gehen kann, als man bisher angenommen hat: ist doch theoretisch, d. h. beim Zuchtversuch unter künstlichen Verhältnissen, 1 Generation pro Monat zu erhalten! Ich habe übrigens diesen Versuch durchgeführt und dabei niemals etwas von einer allmählichen Degeneration bemerken können.

Pauly, dem wir zahlreiche, bedeutungsvolle Borkenkäferstudien verdanken, veröffentlichte kürzlich (1906) auch einen Zuchtversuch mit dem Buchdrucker; er kommt dabei zu dem Resultat, dass 50 Tage wohl als die kürzeste Frist angesehen werden darf, in welcher er seine Entwickelung durchläuft. Allerdings rechnet Pauly dabei vom Ansetzen der Mutterkäfer bis zum Auskommen des letzten Freikäfers, um also seine Zahl mit den meinigen in Vergleich setzen zu können, müssen wir ca. 12 Tage für die Legezeit und weitere 2 Tage für das Einbohren und die Anfertigung der Rammelkammer in Abzug bringen; wir erhalten dann aber für die Dauer der eigentlichen Entwickelung vom Ei bis zu dem aus diesem Ei entstandenen Freikäfer immerhin noch 36 Tage, hinter welcher Zahl bei meinem Versuch die Entwickelungsdauer sowohl bei 24° = trocken wie bei 24° = feucht erheblich zurückbleibt. Eine Erklärung für die lange Entwickelungszeit bei dem Pauly'schen Versuch möchte ich erstens in dem Paraffinieren der zum Versuch verwandten Fichtenrollen sehen — ich komme später noch darauf zurück —, und zweitens darin, dass der Versuch in einem für tropische Wasserpflanzen eingerichteten Warmhaus ausgeführt wurde: Wärme und Wassergehalt der Luft waren, wie Pauly berichtet, während des Experiments nicht stets die gleichen, die Temperatur schwankte zwischen 20° und 40° C., während die Luftfeuchtigkeit der des tropischen Klimas entsprach: wir haben aber oben gesehen, dass hohe Luftfeuchtigkeit gerade einen stark retardierenden Einfluss auf die Entwickelung hat.

In noch beträchtlich kürzerer Zeit als in 26 Tagen dürfte nun selbst bei noch höherer Temperatur als ich sie wählte, und bei noch geringerer Luftfeuchtigkeit die Entwickelung kaum verlaufen können: schon bei 24° = trocken sah ich oftmals Tiere in eine Art „Wärmestarre" verfallen. Dass andererseits die Entwickelung auch viel länger als 113 Tage — welche Zeit sie bei 14° = feucht brauchte — währen kann, ist bereits bekannt: *Typographus* überwintert nach zahlreichen Beobachtungen im Freien nicht nur im Larven- oder Puppenstadium — in solchem Fall handelt es sich natürlich nicht um die erste, sondern um eine zweite oder noch weitere Generation — sondern auch als Jungkäfer; dies letztere

findet allerdings nicht so häufig statt, und dann können wir eine in ihrer Entwickelung durch ungünstige klimatische Verhältnisse zurückgehaltene erste Generation vor uns haben. Das war z. B. nach den eingehenden Versuchen Nüsslin's (1904) im Jahre 1903 der Fall, wo die für die Borkenkäfer sehr widrigen Witterungsverhältnisse im Frühjahr den Anflug verspätet und im Sommer die Entwickelung derart verzögert hatten, dass der größte Teil der Jungkäfer der ersten Generation am Orte ihrer Geburt überwinterte. Damals dauerte also die Entwickelung vom Ei bis zum Freikäfer ca. $9^1/_2$--$10^1/_2$ Monate! Derartiges gehört übrigens zu den Ausnahmen, die Regel ist für *Typographus* auch im Freien: mehrfache Generationen innerhalb von 12 Monaten.

Nachdem auf diese Weise neben der Temperatur auch für die Luftfeuchtigkeit eine wesentliche Beeinflussung der *Typographus*-Entwickelung konstatiert war, schien es mir von Wichtigkeit, auch noch anderen, wenn auch vielleicht weniger einflussreichen Faktoren nachzugehen. Einige Angaben in der Literatur berechtigten jedenfalls dazu, auch den jeweiligen Säftezustand des Brutmaterials hier in Betracht zu ziehen. So macht z. B. Eichhoff (1881) darauf aufmerksam, dass dieses Brutmaterial des *Typographus* weder vollständig gesund, vollsaftig, noch auch ganz ausgetrocknet sein darf, dass der Käfer vielmehr am besten in solchem Holze gedeiht, das „halbfrisch oder welk“ ist.

Nüsslin (1904) gibt eine in dieser Richtung bedeutungsvolle Beobachtung: in 2 Fichten, die er Monate hindurch revidieren konnte, zeigte sich schließlich gleichzeitig das Jungkäferstadium, obgleich die eine über 1 Monat früher geschlagen und befallen war als die andere: die erstere war natürlich früher ausgetrocknet, ein Vorgang, der noch durch lange direkte Insolation — die Fichte lag nach Süden — gefördert wurde; der zweite Stamm, der später geschlagen (und befallen) war, konnte auch nicht so trocken werden, wie der erste, und war außerdem durch seine Lage vor Insolation geschützt: so war die Entwickelung in dem 4 Wochen früher befallenen Stamm langsamer vor sich gegangen als in dem zweiten[1]).

Solche und ähnliche Angaben in der Literatur legten es mir nahe, auch den Saftzustand des Brutmaterials in seinem Einfluss auf die Entwickelungsdauer zu prüfen. Es war natürlich unmöglich, diesen Einfluss zahlenmäßig zur Darstellung zu bringen, etwa in ähnlicher Weise wie bei der Temperatur und Luftfeuchtigkeit, denn die Säfteverhältnisse in meinen Versuchsrollen änderten sich ja während des Versuches fortwährend. Ich gab jedoch mehrmals

1) Bei meinen Experimenten habe ich deshalb auch besonderen Wert darauf gelegt, möglichst nur solches Holz zu verwenden, das von gleichzeitig geschlagenen Fichten stammte.

den Käfern Holz, das durch sechsmonatlichen Aufenthalt im Kesselhaus vollkommen ausgetrocknet war: es wurde nur sehr ungern angenommen, die Entwickelung wurde sehr verzögert und kam vielfach überhaupt nicht in normaler Weise zustande.

Das verhältnismäßig schnell eintretende Austrocknen der zum Versuch verwandten Stammstücke hatte seinerzeit Pauly (1888, 1889) Anlass zu seiner Paraffinmethode gegeben; um die Wasserverdunstung zu verlangsamen, hat er seither die Versuchsrollen an den Schnittflächen stets mit einem Überzug von Paraffin versehen.

Trotzdem habe ich davon Abstand genommen, seinem Beispiel zu folgen: einmal geht ja *Typographus* gerade nicht gern an vollsaftiges Holz, und zweitens scheint mir doch eine Stockung und dadurch bedingte chemische Veränderung des Saftes in solchen paraffinierten Stammstücken nicht ausgeschlossen zu sein. Ich habe jedoch Parallelversuche mit paraffinierten Rollen gemacht und dabei hat sich gezeigt, dass in ihnen die Entwickelung viel langsamer von statten geht als in nicht-paraffinierten.

Darauf möchte ich auch das wenig günstige Resultat des Pauly'schen Warmhausversuches (s. o.) zurückführen, das übrigens ungünstig erscheint nicht nur wegen der verhältnismäßig langen Entwickelungszeit, sondern auch deswegen, weil Pauly von 34 Stück angesetzter Altkäfer nur 104 Käfer im ganzen (d. h. Altkäfer und junge Freikäfer) erzielte; ich habe meine Versuche mit ca. 800 Käfern, ungefähr je 100 Stück pro Kasten, begonnen und erhielt dabei von je 100 durchschnittlich 12—1300 Jungkäfer.

Wenn ich auch überzeugt bin, dass wir neben der Temperatur, der Luftfeuchtigkeit und dem Säftezustand des Brutmaterials sicherlich, zumal bei anderen Insektengruppen, auch noch andere Faktoren kennen lernen werden, die Einfluss gewinnen auf die Dauer der Entwickelung, so hoffe ich doch, dass die obigen Ausführungen und Tabellen jedenfalls gezeigt haben, dass die Theorie von der konstanten Wärmesumme bei den an der Luft lebenden Poikilothermen nicht aufrecht zu erhalten ist.

Karlsruhe, 22. November 1906.

Literaturnachweis.

Boussingault 1844. Die Landwirtschaft in ihren Beziehungen zur Chemie, Physik und Meteorologie. Deutsch von Gräger. 2. Bd. Halle.

Eichhoff 1881. Die europäischen Borkenkäfer. Berlin.

Hennings 1907. Experimentell-biologische Studien an Borkenkäfern. I. *Tomicus typographus* L. Naturw. Zeitschr. f. Land- und Forstwirtschaft. V. Jahrg. Heft 1 und 2.

Hertwig, R 1906. Weitere Untersuchungen über das Sexualitätsproblem. Verhandl. deutsch. zool. Ges. XVI. Jahresversammlung (Marburg).

Knoche 1904. Beiträge zur Generationsfrage der Borkenkäfer. Forstwiss. Centralbl.

Taf. 1.



24° C. i. c. 55%
24° C. i. c. 96%
20° C. i. c. 55%
20° C. i. c. 96%
17° C. i. c. 55%
17° C. i. c. 96%
14° C. i. c. 55%
14° C. i. c. 96%

Nitsche 1895. Lehrbuch der mitteleuropäischen Forstinsektenkunde von Judeich und Nitsche. Bd. I. Wien.
Nüsslin 1904. Die Generationsfrage bei den Borkenkäfern. Forstwiss. Centralbl.
— 1905. Beiträge zur Generationsfrage der Borkenkäfer. Naturwiss. Zeitschr. f. Land- und Forstwirtsch. III. Jahrg. Heft 2.
— 1905. Der Fichtenborkenkäfer, *Tomicus typographus* L. im Jahre 1905 in Herrenwies und Pfullendorf. Ibid. III. Jahrg Heft 11 u. 12, und Nachwort: Ibid. 1906. IV. Jahrg. Heft 1.
— 1906. Aus dem Leben der Borkenkäfer. Vortrag, gehalten im Naturwiss. Verein zu Karlsruhe.
Pauly 1888. Über die Generation der Bostrychiden. Allgem. Forst- u. Jagdztg. November.
— 1889. Erwiderung auf Herrn Oberförster W. Eichhoff's Artikel „Über die jährlich wiederholten Fortpflanzungen der Borkenkäfer". Ibid. Juli.
— 1906. Borkenkäferstudien IV. Zuchtversuche mit *Tomicus typographus* in künstlichem tropischem Klima. Naturwiss. Zeitschr. f. Land- u. Forstwirtsch. IV. Jahrg. Heft 4.
Ratzeburg 1837. Die Forstinsekten. I. Die Käfer. Berlin.
— 1876. Die Waldverderber und ihre Feinde. VII. Aufl. von J. F. Judeich. Berlin.
Regener 1865. Erfahrungen über den Nahrungsverbrauch und über die Lebensweise, Lebensdauer und Vertilgung der großen Kiefernraupe. Leipzig.
Uhlig 1875. Zur Borkenkäferfrage. Tharander Forstliches Jahrbuch. 25. Bd.

Beobachtungen über einen myrmekophilen Schmetterling am Amazonenstrom.

Von Dr. Gottfried Hagmann aus Basel.

(Mit einer Figurentafel, Taf. 2.)

Myrmekophile Schmetterlinge sind eine relativ recht seltene Erscheinung. In Wasmann's „Kritischen Verzeichnis" nehmen dieselben nur wenige Zeilen ein (p. 169—172). Sie teilen sich nach diesem Autor in solche, die als indifferent geduldete Einmieter ihre Entwickelung in den Ameisennestern durchmachen und in solche, die als Raupen von den Ameisen besucht und beleckt werden und oft auch in den Ameisennestern sich verpuppen. Während erstere Gruppe nur wenige Arten, meist Mikrolepidopteren (*Myrmecocela ochracoella* Tgstr., *dannbiella* Zll., *Helia americalis* und *Orrhodia rubiginea*) zählt, ist die letztere etwas reicher vertreten (vorwiegend Lycaeniden).

In folgendem erlaube ich mir über einen von mir in Pará beobachteten neuen Fall zu berichten, der wohl der ersten Kategorie zuzurechnen ist und in manchen Beziehungen besonderes Interesse beanspruchen dürfte.

Anlässlich einer Exkursion, die ich am 11. November 1902 von Pará aus nach dem benachbarten Urwalde, in die Gegend von Murutucú, unternahm, fand ich im Innern des Nestes einer Ameise, *Dolichoderus gibboso-analis* Forel[1]), muschelförmige Kokons, die mit

1) Nach freundlicher Bestimmung durch H. Prof. Dr. Forel.

der Papiermasse des Ameisennestes fest verkittet waren. Beim Öffnen der Kokons fand ich eine Puppenhülle, aus der ich erkennen konnte, dass es sich hier um einen höchst interessanten Ameisengast in Form eines größeren Schmetterlinges handeln muss. Leider waren aber damals alle diese Kokons leer, die Schmetterlinge also längst ausgekrochen, so dass ich mich damals über meine Entdeckung nicht besonders freuen konnte. Bei allen meinen späteren Exkursionen achtete ich ganz speziell auf jene kopfgroßen Papiernester der *Dolichoderus*-Arten, die sich jedoch meistens in beträchtlicher Höhe befinden, zwischen die feineren Äste eingebaut und so im Wirrwarr des Laubes versteckt, dass sie nicht leicht zu finden sind. Jedes Nest, das ich antraf, untersuchte ich gründlich, immer mit der Hoffnung, doch einmal lebende Raupen oder Puppen anzutreffen, um so der interessanten Frage näher treten zu können.

Am 21. März 1903 besuchte ich den Stadtpark in Pará, ein Stück alten Urwaldes, der nun ausgeputzt und mit sauberen Wegen durchzogen ist. Ich kam eben dazu, als ein größerer Baum gefällt worden war und in dessen dichtbelaubter Krone entdeckte ich ein Nest von *Dolichoderus*, das durch den Sturz des Baumes schon teilweise zertrümmert zwischen den Ästen am Boden lag und darin fand ich mehrere prächtige Kokons, die zu meiner großen Freude lebende Raupen enthielten. Im ganzen fand ich 18 Kokons in diesem Nest (s. Fig. 1).

Die fertigen Kokons haben eine Länge von 42—45 mm, eine Breite von 20—22 mm und eine Höhe von 10—13 mm. Sie sind muschelförmig, ähnlich einer Unio, braun lederfarbig, aus verarbeiteter Holzmasse angefertigt und mit konzentrischen Zuwachslinien versehen, worauf ich unten noch zu sprechen komme. Wenn man die Kokons in der Medianebene voneinander trennt, so erhält man zwei mehr oder weniger flache Schalen, die in der Mitte am tiefsten sind. Der Rand ist wie bei einer Nußschale scharf abgesetzt und vorspringend, so dass mit Hilfe dieses Randes die beiden Schalen sehr gut aufeinander liegen und der ganze Kokon ein solid gebautes Gehäuse darstellt. Nur an einer Polseite ist der Rand schwächer und die Masse dünner; es ist die Stelle, wo der Kokon offen ist und der Raupe die Verbindung mit der Außenwelt ermöglicht (s. Fig. 2).

Die Kokons und genügend Nestmaterial der *Dolichoderus* nahm ich mit nach Hause und setzte alles zusammen in eine geschlossene große Glasschale. Nun konnte ich bald beobachten, dass die Raupe aus dem einen Ende des Kokons den Kopf herausstreckt und von der in nächster Nähe sich befindenden Papiermasse des *Dolichoderus*-Nestes frisst. Ebenso konnte ich beobachten, wie die Kokons an Größe zunahmen, indem die Raupe von Innen am Kokon anbaute, wodurch die konzentrischen Ringe desselben entstehen. Die Ver-

gleichung von verschiedenen Entwickelungsstadien lehrte mich, dass das Gehäuse bezüglich der Verbindung der beiden Hälften sich je nach dem Alter anders verhielt. Das Innere der Kokons ist nämlich mit einem sehr feinen goldglänzenden Gewebe ausgekleidet. An jüngeren, kleineren Kokons sind die beiden Polseiten nicht verklebt, so dass hier die Raupe von beiden Seiten Nahrung zu sich nehmen und von beiden Seiten ihr Gehäuse vergrößern kann. Außerdem ist hier auch der eine Seitenrand noch teilweise nicht verklebt, so dass also der Kokon in diesem jungen Stadium mit einer Muschel sehr viel Ähnlichkeit hat, indem hier wie dort nur auf der einen Seite, bei der Muschel durch ein eigentliches Schloss und das Ligament, hier durch einen vorspringenden Rand und die innere Auskleidung eine feste Verbindung beider Schalen durchgeführt wird. — Bei vollkommen ausgewachsenen Exemplaren dagegen ist der Kokon nur noch auf der einen Seite offen, wo auch dann der Schmetterling herauskriecht, während die andere Polseite sowie die Seitenwände fest verklebt sind. Die getrockneten Kokons, die mir vorliegen, sind hart und am Rande sogar spröde und brüchig, was aber ursprünglich durchaus nicht der Fall war. Im Neste der *Dolichoderus*, wo ein bedeutender Grad von Feuchtigkeit vorhanden ist, sind die dünneren Ränder der offenen Polseite geschmeidig, so dass die Raupe und später der Schmetterling mit geringem Kraftaufwand den Kokon von Innen spaltförmig öffnen können.

Die ausgewachsene Raupe ist 26,5 mm lang, gelblichweiß, der Kopf und die Mandibeln, sowie die Vorderfüße sind rotbraun; die ganze Raupe ist sehr fein behaart und an den einzelnen Warzen stehen die Haare in kleinen Büscheln beisammen (s. Fig. 3).

Die Puppe ist 24,5 mm lang und lebhaft kastanienbraun (s. Fig. 2).

Der Schmetterling, von welchem ich Männchen und Weibchen aus den mitgenommenen Kokons züchten konnte, ist lebhaft weinrot gefärbt. Das Männchen hat eine Spannweite von 44 mm, das Weibchen eine solche von 56 mm. Außer der Größe unterscheidet sich das Männchen vom Weibchen durch die Zeichnung des Vorderflügels, welcher zwei graugelbe Querstreifen hat, die beim Männchen am Innenrande des Vorderflügels zusammenstoßen, indem der äußere Querstreifen sich stark nach innen abbiegt, während diese beim Weibchen parallel sind. Außerdem sind die Beine und besonders die Füße beim Männchen mit abstehenden Haaren dicht besetzt, während beim Weibchen die ganzen Beine mit vollkommen glatt anliegenden Haaren bedeckt sind.

Da der Schmetterling mit Hilfe der Literatur, die mir im Museum in Pará zur Verfügung stand, nicht zu bestimmen war, so wurde derselbe durch meinen früheren Chef, Dr. Goeldi, an einen hervorragenden Spezialisten, Sir G. F. Hampson geschickt.

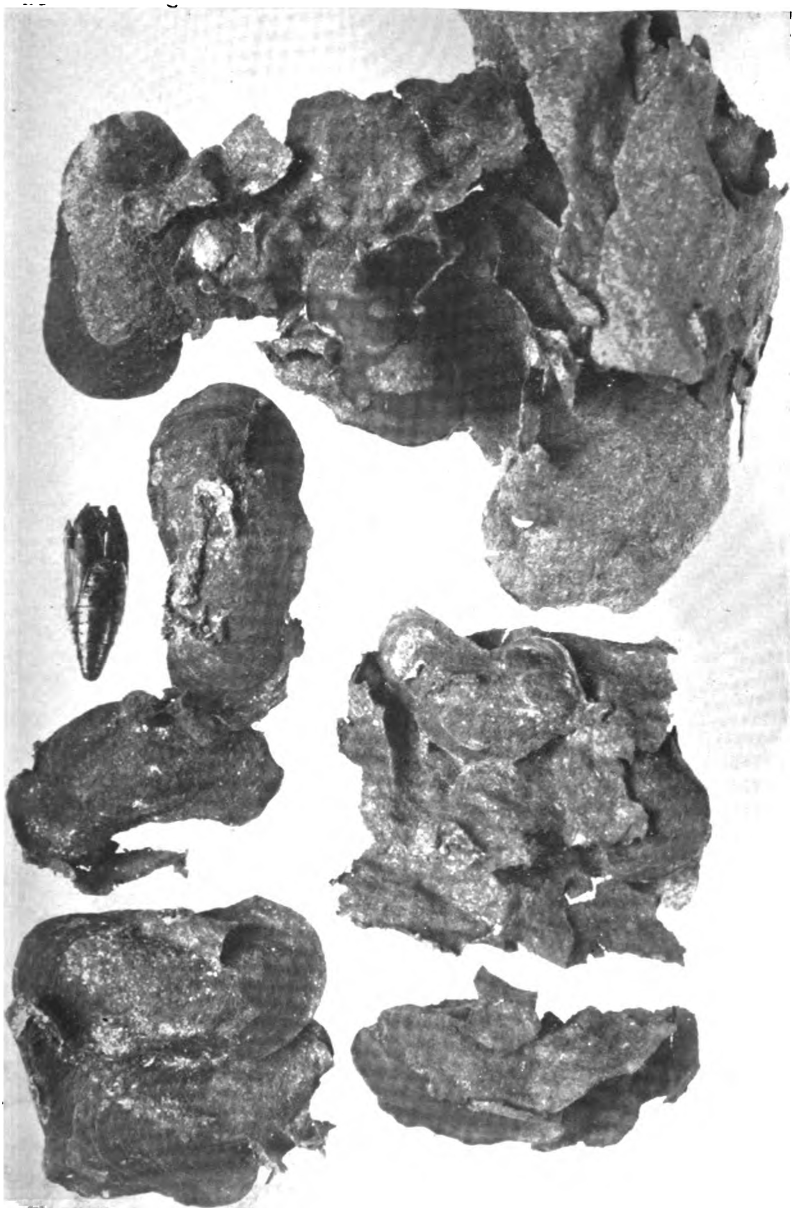
Sir G. F. Hampson hat den Schmetterling in den „Transactions of the Entomological Society of London, July 15[th] 1905. p. 245 als neues Genus und als neue Art unter dem Namen *Pachypodistes goeldii* beschrieben. Er wurde von Hampson in die Mikrolepidopterenfamilie der *Chrysauginae* gestellt. Bezüglich der näheren Beschreibung des Schmetterlings verweise ich auf die eben zitierte Arbeit.

Sehr überrascht war ich über das sonderliche Aussehen des frisch ausgekrochenen Schmetterlings. Er war nämlich vollständig mit ca. 3 mm langen goldgelben Haaren, die senkrecht abstanden, dicht besetzt und zwar über den ganzen Körper, über den Beinen, sowie über den noch nicht entfalteten Flügeln, so dass man von seiner eigentlichen weinroten Färbung gar nichts sehen konnte. Bei einer leichten Berührung mit einer Pinzette lösten sich die Haare sofort los. Es verging keine halbe Stunde, so saß der Schmetterling mit vollkommen ausgebildeten Flügeln da, die Haare aber lagen alle am Boden des Behälters (s. Fig. 5).

Diese sonderbare temporäre Behaarung muss jedenfalls sehr eng mit dem Leben im Neste der *Dolichoderus* zusammenhängen. Nach meiner Auffassung gehört *Pachypodistes* zu der Gruppe der indifferent geduldeten Einmietern, den sogen. Synoeken (s. Escherich, Die Ameise p. 163 u. 164). Wie Escherich in seinem vortrefflichen Buche, S. 164, sagt, beruht die indifferente Duldung entweder auf der Kleinheit der Gäste oder auf der Ähnlichkeit mit leblosen Gegenständen (Holzstückchen etc.) oder endlich in der „Unangreifbarkeit“ und „Unerwischbarkeit“ derselben. Die Unangreifbarkeit der *Pachypodistes* besteht meines Erachtens erstens darin, dass die Raupen in sehr stark gebauten, verhältnismäßig harten Kokons leben und nur mit dem, mit starkem Chitinpanzer versehenen Kopfe aus dem Kokon herauskommen und zweitens in der eigentümlichen temporären Behaarung des Schmetterlings. Kriecht der Schmetterling aus und sucht er aus dem *Dolichoderus*-Nest herauszukommen, so wird er jedenfalls als Fremdling von den bissigen Ameisen überfallen. Beim Angriff aber erwischt jede Ameise nur ein Bündel Haare, die der Schmetterling fahren lässt und dadurch Zeit gewinnt, den Kiefern seiner Verfolger zu entfliehen.

Wie die Raupe anfänglich in das *Dolichoderus*-Nest gelangt, konnte ich bis jetzt nicht ermitteln. Ich glaube aber nicht, dass es dem Schmetterling gelingt, seine Eier in das Nest selbst abzulegen, denn jedenfalls würden die Ameisen die Eier als fremde Gegenstände wieder herausbefördern. Es ist wohl eher anzunehmen, dass der Schmetterling die Eier in der Nähe des Ameisennestes ablegt und die jungen Räupchen dann in dasselbe eindringen.

Fig. 1.



„Muscheln“ von *Pachypodistes goeldii* Hampson im Nestmaterial von *Dolichoderus gibboso-analis* Forel. Natürl. Größe. Dr. G. Hagmann phot.

zwischen den Papierwänden sich verkriechen und sofort mit der Anfertigung eines Kokons beginnen.

Was die Raupen veranlasst, ihr Leben inmitten der Ameisengesellschaft zu verbringen, und wie die Ameisen sich gegen ihre Gäste verhalten, darüber kann ich heute ebenfalls noch nichts näheres mitteilen. Ich hoffe aber bestimmt, in Bälde meine Studien über diesen interessanten Ameisengast wieder aufnehmen und dann meine obigen fragmentarischen Mitteilungen vervollständigen zu können.

Ich möchte noch erwähnen, dass ich *Pachypodistes* vorher niemals als Schmetterling gefunden habe, trotzdem ich in Pará für das dortige Museum reiche Ausbeute von Schmetterlingen, besonders Nachts an den elektrischen Bogenlampen zusammengebracht habe und die zum größten Teil noch nicht verarbeitet wurde.

Bau des Eulenauges und Theorie des Teleskopauges.

Von Dr. V. Franz (Helgoland).

(Schluss.)

Die Größe des Auges kann sich nun nicht nur, wie die der meisten anderen Organe (z. B. Flossen, besonders aber innere Teile) ausschließlich nach der Größe des Tieres richten; sie hängt vielmehr auch davon ab, ob das Tier in hellen oder in lichtarmen Regionen zu leben gewohnt ist. Zwar zeigt es sich, dass im Durchschnitt größere Tiere auch größere Augen besitzen als kleinere; auch mag bei gleichen Beleuchtungen ein Tier mit kleineren Augen manchmal besser sehen als ein anderes, wenn seine Netzhautelemente leichter erregbar sind. Dass aber Dunkeltiere im Durchschnitt größere Augen haben als ihre im Hellen lebenden Verwandten, ist eine alte Tatsache. Je weniger Licht dem Tiere zur Verfügung steht, um so größer müssen eben Pupille und Linse sein, um so größer mithin auch der Abstand der Netzhaut von der Linse und damit das ganze Auge. Ganz bekannt ist die Größenzunahme der Fischaugen mit größerer Meerestiefe. Während bei einem nahe der Oberfläche lebenden Meeresfisch die Augen die in Fig. 7 wiedergegebene Lage einnehmen, müssen sie bei Tiefseefischen wegen ihrer erheblichen Größe viel tiefer in den Schädel eingesenkt sein, der Raum zwischen beiden Augen ist bei sehr vielen bis auf eine dünne Membran reduziert, wie Fig. 8 zeigt[1]).

---

1) Man erkennt bei der Betrachtung der Figuren sofort, dass die Reduktion des Interorbitalraumes bei *Chimaera* wesentlich durch die Vergrößerung der Augen bedingt wurde, wenngleich die schmälere Kopfform bei *Chimaera* in diesem speziellen Falle in gleichem Sinne wirkt. — Ich bemerke bei dieser Gelegenheit, dass das Auge von *Acanthias* in Fig. 7 dem mir vorliegenden Präparat entsprechend viel mehr elliptisch gezeichnet wurde als in meiner früheren Bearbeitung der Selachier-

Noch tiefer kann sich das Auge füglich nicht einsenken, indem faktisch kein Platz dazu da ist.

Braucht nun aber ein Fisch relativ (d. h. im Verhältnis zu seiner Körpergröße) noch größere Pupillen, Linsen, Augen, so muss irgendwie Rat geschaffen werden.

Dieses Bedürfnis werden naturgemäß die kleineren Tiefseefische am ehesten empfinden. Die relative Größe des Auges ist ja auch bei den Vögeln bei kleineren Arten erheblicher als bei größeren [1]). Wie wir sehen, ist der Ausweg, der den kleinen Tiefseefischen weiter hilft, das aus dem Körper hervorstehende Teleskopauge. Wir können dies noch deutlicher beweisen.

Um nämlich bei den Teleskopaugen von der relativen Linsengröße, also von der Linsengröße im Verhältnis zur Körperlänge, zu einer ungefähren Vorstellung zu gelangen, habe ich, so genau dies möglich war, Linsengröße und Körperlänge der von Chun in seinem Werk „Aus den Tiefen des Weltmeeres (Jena 1900)" auf einer Farbentafel dargestellten Tiefseefische mit Teleskopaugen gemessen. Es ergab sich nun:

	Name	Linsen-durchmesser	Körper-länge	Verhältnis der Linsen-durchmesser zur Körperlänge
I	—	6,0	129	1 : 21
II	—	3,5	120 [2])	1 : 34
III	*Opisthoproctus soleatus* . .	4,5	69	1 : 15
IV	*Argyropelecus* sp.	4,6	83	1 : 18

Der Linsendurchmesser beträgt also, wie die letzte Kolonne der Tabelle zeigt, $^1/_{15}$ bis $^1/_{34}$ der Körperlänge. Das sind so extravagante Werte, dass die Messungsfehler ihnen gegenüber klein sein müssen. Die Fische mit Teleskopaugen haben nämlich hiernach im Verhältnis zur Körperlänge viel größer, ja bis doppelt so große und noch größere Linsen als Tiefseefische mit normalen Augen, wie *Spinax* und *Chimaera*, bei welchen jenes Verhältnis $^1/_{49}$ bezw. $^1/_{44}$ beträgt. Wir sehen also aufs deutlichste, dass die Tiefseefische mit Teleskopaugen geradezu unverhältnismäßig große Augenlinsen haben. Folglich ist auch die Tiefe des Auges, die ja der Linsengröße entsprechend ist, im Verhältnis zu den Körperdimensionen unverhältnismäßig groß.

---

augen; dieser mehr elliptische Umriss dürfte das dem wirklichen Verhalten besser Entsprechende sein, während der früher gezeichnete tiefe Sulcus corneae wohl ein Kunstprodukt ist.

1) M. Fürbringer, Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, II, S. 1069, Amsterdam 1888.

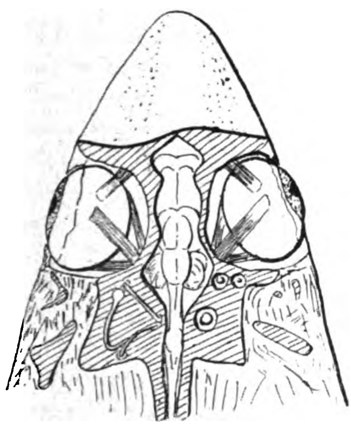
2) Der lange Anhang der Schwanzflosse ist nicht mit eingerechnet.

Hier hat also wirklich das Bedürfnis vorgelegen, Rat und Platz zu schaffen für ein Auge, das im Verhältnis zu den Körperdimensionen größer, ja viel größer ist als das Auge von *Chimaera*.

Das Teleskopauge, welches der Fisch nunmehr an Stelle des Seitenauges bekommt, hat die nötigen, von der Linsengröße geforderten Dimensionen wenigstens in der Richtung seiner Achse, was ja auch für das Sehen das Wichtigste ist.

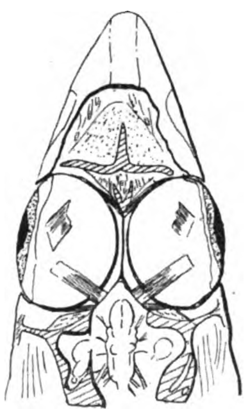
Wenn wir nun bedenken, dass aus jedem Teleskopauge, im Falle man es zu einem Auge mit seitlicher Ausbauchung ergänzte, ein Auge von sehr erheblicher relativer Größe würde, so erscheint uns die Vermutung berechtigt, dass das Wegbleiben seitlicher Ausbauchungen eben den Zweck hat, das Auge zu verkleinern, also Raum zu ersparen.

Fig. 7.



Lage der Augen im Kopfe bei einem oberflächlich lebenden Fisch (*Acanthias*). Der Interorbitalraum ist breit.

Fig. 8.



Lage der Augen im Kopfe bei einem Tiefseefisch (*Chimaera*). Der Interorbitalraum ist auf eine dünne Membran reduziert.

Das Teleskopauge ist also nicht röhrenförmig „ausgezogen", sondern röhrenförmig verengt. —

Nur scheinbar vermag hierin die Embryonalentwickelung zu widersprechen. Allerdings liegt im embryonalen, noch normal geformten Teleskopauge die Linse nicht nur absolut, sondern auch relativ näher als im ausgebildeten, ihr Abstand von der Netzhaut verlängert sich also ontogenetisch. Das gilt aber für sehr viele, vielleicht für alle Wirbeltieraugen, unter den Fischen z. B. für Torpedo (cf. Froriep)[1]).

In allen Fällen sind Teleskopaugen einander parallel gerichtet, so dass sie ohne Zweifel das binokuläre Sehen ermöglichen. Brauer

1) A. Froriep, Die Entwickelung des Auges der Wirbeltiere, in: O. Hertwig, Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwickelungslehre der Wirbeltiere, Bd. II, 1905.

vermutet, dass dadurch eine bessere Abschätzung der Entfernungen zustande komme. Ganz gewiss ist dies richtig, doch scheint mir — wenngleich die völlige Gewissheit fehlt — auch Fische mit seitlich stehenden Augen können nicht nur monokular (seitwärts), sondern auch binokular (geradeaus) sehen, weil eben die Augen fast nie rein seitlich gerichtet sind.

Wenn aber ein Teleskopauge seitlich gerichtet wäre, so könnte es nimmermehr die Strahlen empfangen, die aus der Vorwärtsrichtung kommen. Diese Richtung ist aber wohl stets die Hauptbewegungs- und daher meistens auch die Hauptblickrichtung. Darum ist es nicht zu verwundern, wenn wir vorwärts gerichtete Teleskopaugen finden.

In den Fällen jedoch, wo die Teleskopaugen aufwärts gerichtet sind, müssen wir wohl annehmen, dass bei diesen Tieren der wichtigste Teil des Gesichtsfeldes oben liegt; vielleicht um der Art ihres Nahrungserwerbs willen, wie ja wenigstens bei *Argyropelecus*, einem Fisch mit aufwärtsgerichteten Teleskopaugen, das Maul schräg abwärts führt, vielleicht um der Erkennung der Geschlechter willen, womit wir allerdings plötzlich mitten in das Gebiet der Hypothese hineingeraten sind.

Sollte man mich schließlich fragen, warum bei *Stylophthalmus paradoxus*, der nach Brauer gleichfalls Teleskopaugen haben soll, diese Augen auf ihren langen Stielen im Gegensatz zum gewöhnlichen Verhalten seitlich und nicht einander parallel gerichtet sind, so muss ich allerdings hierauf die Antwort schuldig bleiben.

Wer will sich aber auch anheischig machen, alle diese Einzelheiten zu erklären? Ich beabsichtige nur, mit diesen Zeilen eine Theorie des Teleskopauges zu entwickeln, die zu ihrem allergrößten Teil nicht hypothetisch ist, sondern auf exakten physikalischen und geometrischen Messungen am Fischauge basiert und nach meiner festen Überzeugung in ihren Grundzügen berechtigt ist. Sagte doch schon Chun von den Tiefseetieren (Aus den Tiefen des Weltmeeres, S. 538): „Manche Strukturverhältnisse — so vor allem der Bau des Auges —, dürften wohl einer streng physikalischen Analyse zugänglich sein.“ Im Gegensatz zu der bisherigen, namentlich von Brauer und bezüglich der Cephalopoden von Chun[1]) vertretenen Anschauung dürfen wir nunmehr nicht von einer großen Tiefe des Teleskopauges sprechen, auch nicht annehmen, ein großer Netzhautabstand bewirke Zerstreuungskreise; sondern die Tiefe des Auges ist für das Auge das **Gegebene**, bestimmt durch die erforderliche Linsengröße und das Erfordernis des deutlichen Sehens, und alle seine weiteren Eigentümlichkeiten sind **Folgeerscheinungen.**

1) C. Chun, Über Leuchtorgane und Augen von Tiefseecephalopoden. Verh. d. Deutsch. Zoolog. Gesellsch., 1903, S. 67—91.

Nicht nur die eigentümliche Form und Lage des ganzen Auges haben wir als solche Folgeerscheinungen aufzufassen, sondern z. B. auch die starke Wölbung der Cornea. Denn wie sollte eine Cornea von gegebener Höhe, in welcher die vordere Linsenhälfte Raum finden muss, auf den Sklerarand eines röhrenförmig verengerten Bulbus fundiert sein, wenn sie nicht selbst stark gewölbt wäre.

Auch die erhebliche, selbst bis zum Schwinden gehende Reduktion der Iris ist vielleicht auf Rechnung der seitlichen Verkleinerung des ganzen Auges unter Erhaltung der erforderlichen Pupillenweite zu setzen; allerdings ist es sehr wahrscheinlich, dass Tiefseefische überhaupt eine verschiebbare Blende mehr oder weniger entbehren können, wie ja auch bei Tiefseefischen mit gewöhnlichen Augen die Iris reduziert ist.

Die erhebliche Stäbchendichte, die man im Teleskopauge antrifft, gehört zweifellos nicht zu den spezifischen Charakteristika des Teleskopauges; vielmehr findet sie sich auch bei anderen Tiefseefischen und ist, wie wir im Anschluss an Pütter's Forschungen über die Augen der Wassersäugetiere[1]) mit Bestimmtheit annehmen können, ein Mittel zur Erhöhung der Lichtempfindlichkeit.

Eine in vergleichend-biologischer Hinsicht sehr wichtige Erscheinung dagegen, nämlich die Teilung der Retina des Teleskopauges in Haupt- und Nebenretina werden wir mit Wahrscheinlichkeit als eine wenn auch nicht unmittelbare Folge von der Umbildung des Auges zum Teleskopauge ansehen müssen. Mir scheint nämlich am ehesten die Vermutung berechtigt, dass das Auftreten einer Nebenretina in der Phylogenese durch den eigentümlichen, von Brauer aufgedeckten Bildungsmodus des Teleskopauges ermöglicht wurde, und dass ein solches, wahrscheinlich das Bewegungssehen vermittelndes Organ, nachdem es einmal entstanden, sich als vorteilhaft bewährte und daher neben der Hauptretina erhalten blieb. Es ist sogar durchaus annehmbar, dass das von der Linsengröße geforderte Teleskopauge eben deshalb bei Fischen auf die eigentümliche Weise gebildet wird, weil hierbei eine für das Tiefseeleben zweckmäßige Teilung der Retina ermöglicht wurde.

3. Tiefseeauge und Eulenauge in physiomorphologischer Hinsicht. Sind wir nun wirklich berechtigt, beide als konvergent gestaltet anzusprechen? Ich glaube ja. Wir dürfen das Eulenauge ebensogut als Teleskopauge bezeichnen, wie von Chun gewisse Cephalopodenaugen ohne Bedenken in Analogie mit den Teleskopaugen der Tiefsee gestellt werden. Die Erwägungen über die Bedeutung des Teleskopauges bei Fischen können wir wegen der höchstgradigen morphologischen Übereinstimmung zwischen Fisch- und Cephalopodenteleskopauge gewiss auf die Cephalopoden übertragen.

---

1) A. Pütter, Die Augen der Wassersäugetiere. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. Bd. 17, 1903.

Wenngleich wir also Zahlenwerte für die Dioptrik des Cephalopodenauges nicht kennen, müssen wir in Analogie mit dem Fischauge annehmen, dass bei diesen kleinen Tiefseecephalopoden die Brechkraft der im Verhältnis zum Körper großen Linse und das Erfordernis des deutlichen Sehens die Tiefe des Auges bestimmte, während seine Röhrenform und sein Herausragen aus dem Körper den räumlichen Bedürfnissen zuliebe bewerkstelligt wurden. Wir dürfen also nicht mit Chun von „verlängerten Augen", sondern nur von röhrenförmig verengten sprechen. So lange die Dioptrik z. B. eines *Amphitretus*-Auges nicht bekannt ist, so lange ist unbewiesen, was Chun meint, dass es sich bei diesen Formen, „deren Linse in weitem Abstand von der Retina gelegen ist, um hochgradig kurzsichtige Tiere handelt"[1]), und sehr viel wahrscheinlicher ist das Sehvermögen des Teleskopauges auch bei Cephalopoden ein normales, wie bei Fischen.

Ganz Entsprechendes lässt sich noch deutlicher bei dem Eulenauge klar machen. Die Eule ist, wie jeder weiß, ein Tier mit unverhältnismäßig großen Augen, ein Nachttier, an dessen gutem Sehvermögen niemand zweifelt. Der Abstand der Netzhaut von der Linse trägt also nur dem Bedürfnis des deutlichen Sehens Rechnung, das Auge ist mithin nicht verlängert, nicht „ausgezogen", wie es zuerst scheint, sondern nur verengt. Das Herausragen des Bulbus aus dem Kopfe und seine Röhrenform sind offenbar auch hier nur sekundäre Erscheinungen.

In diesem Sinne etwa sieht schon Leuckart[2]) in der trichterähnlichen Gestalt des relativ großen Eulenauges ein Mittel zur Verringerung der Masse und des Gewichts. Ich kann dem im wesentlichen beistimmen, nur scheint es mir nicht so sehr auf Gewichts-, sondern vielmehr auf Umfangs- oder Raumersparnis abgesehen zu sein, deren Vorteilhaftigkeit man sich bei den großen Augen an verhältnismäßig kleinem Kopfe wohl denken kann.

Man könnte ja nun sagen, wenn die Linse des Eulenauges noch stärker gewölbt wäre, so könnte auch der Netzhautabstand geringer sein. Aber wer will sicher entscheiden, warum die Natur nicht diesen Weg vorgezogen hat, sondern einen andern, nämlich den des Teleskopauges? Naheliegend ist die Vermutung, dass es einer größeren Akkomodationsbreite zuliebe geschah, die ja eine flache, entspannungsfähige Linse voraussetzt.

Ich habe die hier auseinandergesetzten Anschauungen über die Bedeutung des Teleskopauges schon früher vertreten[3]). Damals

1) C. Chun, l. c. S. 90.

2) R. Leuckart, Organologie des Auges, in Graefe-Saemisch, Handbuch d. ges. Augenheilkunde. Bd. II, Teil II, Leipzig 1876, S. 188.

3) l. c. S. 824 u. 825.

aber, wo ich über Selachieraugen arbeitete und alle diese Entwickelungen eigentlich garnicht zum Thema gehörten, sagte ich auf einer Druckseite, was mir jetzt um der Sache willen einer eingehenderen Begründung zu bedürfen scheint. Ich sagte damals wörtlich:

„Die Notwendigkeit eines konstanten Verhältnisses zwischen Linsengröße und Retinaabstand vom Linsenzentrum dürfte in manchen, allerdings außerhalb der Ordnung der Selachier fallenden Fällen nicht nur die Größe, sondern auch die Form des Bulbus beherrschen.

„Es ist nämlich wahrscheinlich, dass die Notwendigkeit dieses bestimmten Verhältnisses im Verein mit dem Erfordernis relativ sehr großer Linsen in sehr großen, dunklen Tiefen die von Brauer beschriebene eigentümliche Form der „Teleskopaugen“ bei Tiefseefischen herbeiführte. Auch diese Augen entsprechen dem „schematischen Fischauge“ Matthiessen's, da auch bei ihnen nach Brauer's Zeichnungen sich der Retinaabstand zum Linsenradius im Mittel wie 2,4:1 verhält. Das Auge musste eine durch die erhebliche Linsengröße bedingte große Achsenlänge haben, während für eine seitliche und kranialwärts gerichtete Ausdehnung am relativ kleinen Körper des Tieres nicht mehr Platz war. Der Interorbitalraum ist nämlich bei den Tiefseefischen nach Brauer schon bis auf eine dünne Membran reduziert. So kommt die scheinbar in axialer Richtung verlängerte Form des Auges und sein starkes Hervorstehen aus dem Körper zustande. Gleichzeitig wird aus dem seitlich gerichteten Auge ein nach vorn oder oben gerichtetes, da ein seitlich gerichtetes Teleskopauge diejenigen Strahlen nicht empfangen könnte, die aus der Blickrichtung kommen. Die häufig auftretende Nebenretina dürfte dann, wie wir mit Brauer vermuten, die von der Seite kommenden Strahlen empfangen. Sie kann übrigens wegen ihrer Nähe an der Linse keine deutlichen Bilder, sondern nur verwaschene Lichteindrücke empfangen und dient vielleicht vorwiegend als Organ des Bewegungssinnes.

„Ein dem Teleskopauge der Tiefseefische sehr ähnliches Auge kommt den Nachtraubvögeln zu, und bei diesen sind auch die Bedingungen ähnlich wie bei jenen. Die Linse ist groß, durch ihre starke Wölbung wird einer zu großen axialen Verlängerung des Bulbus vorgebeugt, immerhin resultiert gleichfalls ein seitlich nicht ausgedehntes und nach vorn gerichtetes Auge. Es hat einen — in funktioneller Hinsicht, möchte ich noch hinzufügen! — „ähnlichen Weg durchgemacht wie das Teleskopauge der Tiefseefische, und das Ergebnis ist eine interessante Konvergenzerscheinung, nur ist das Auge der Nachtraubvögel nicht ganz so weit in dieser Richtung entwickelt, wie das Teleskopauge der Tiefseefische.“

Wir erkennen also, dass die Teleskopaugen vermöge des Netz-

hautabstandes von der Linse ein scharfes, und nicht ein unscharfes Sehen ermöglichen. Diese Tatsache erklärt auch allein das Vorkommen eines Akkomodationsapparates im Teleskopauge der Tieffische[1]) und das Auftreten von Foveae bei Cephalopoden[2]) und beim Tiefseefisch *Bathytroctes*, dessen ausgebildetes Auge einen Übergang zwischen Seitenauge und Teleskopauge darstellt[3]). Sie steht ferner im besten Einklang mit der Doflein'schen Entdeckung[4]), dass im Auge der Tiefseekrabbe *Platymaia* die Rhabdome von Pigment umhüllt sind, so dass ein Appositionsbild erzeugt und ein echtes musivisches Sehen, also ein scharfes Erkennen von Bildern ermöglicht wird.

Freilich ist es nicht unwahrscheinlich, dass ein etwas weniger scharfes Sehen speziell bei schwachem Lichte von Vorteil ist, weil es das Sehen von Bewegungen begünstigt. Hierin kann ich zwar nicht schlechtweg Exner's[5]) Ansicht beipflichten, wie ich früher[6]) ausführte, doch meine ich, dass bei weniger scharfem Sehen der Bewegungssinn weniger zurücktritt als der Formensinn, ja unter Zuhilfenahme eines psychologischen Moments, der Aufmerksamkeit, mag es vielleicht sogar in den Vordergrund treten können.

Nun sind aber Zerstreuungskreise keineswegs das einzige Mittel zur Herabsetzung der Sehschärfe. Dasselbe kann auch durch vergrößerte Innervationsbezirke der Netzhaut erreicht werden, und vielleicht — wir wissen es nicht — ist dieses Mittel bei den Teleskopaugen der Tiefseefische angewandt.

Vielleicht wirkt auch das Tapetum lucidum in ähnlicher Weise. Ich selbst habe zwar früher eine andere Ansicht über die Wirkung des Tapetum aufgestellt, trotzdem glaube ich, dass hierin noch keine genügende Klarheit herrscht, zumal ich selbst in einer Arbeit[7]) mitteilte, dass bei starker Sehpurpurbildung das Tapetum von *Acanthias* durch den Purpur verdeckt wird; eine Tatsache, die jeder zurzeit aufgestellten Ansicht über die Funktion des Tapetum Schwierigkeiten bereitet.

Sehr wahrscheinlich erscheint mir Chun's[8]) Annahme, dass im

---

1) Brauer, l. c. (Verhandl. 1902).

2) Chun, l. c.

3) F. Doflein, Die Augen der Tiefseekrabben. Biol. Centralbl. Bd. 23, 1903. — Ders., *Brachyura*. Wiss Ergebn. d. D. Tiefseeexpedition, Bd. VI, Jena 1904.

4) S. Exner, Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten. Leipzig und Wien 1891.

5) l. c. S. 761—762.

6) l. c. S. 773—776.

7) V. Franz, Beobachtungen am lebenden Selachierauge. Jen. Zeitschr. Bd. 41, 1906, S. 459.

8) C. Chun, Leuchtorgan und Facettenauge. Biol. Centralbl., Bd. 13, 1903. — Ders., Atlantis, Biolog. Studien über pelagische Organismen. Bibliotheca zoologica Bd. 7, Heft 19, Stuttgart 1890.

Facettenauge von pelagischen Tiefseeschizopoden und -dekapoden die Pigmentarmut Superpositionsbilder, also ein unscharfes Sehen hervorruft.

Unbedingt aber muss daran festgehalten werden, dass bei Fischen im Teleskopauge die Hauptretina in Bildweite von der Linse liegt und nicht in größerer Entfernung. Die Nebenretina dagegen liegt der Linse viel zu nahe, um jemals scharfe Bilder zu empfangen und dürfte, wie ja auch schon Brauer vermutet, vorwiegend als Organ des Bewegungssinnes dienen.

Diese Teilung in Haupt- und Nebenretina erinnert bekanntlich durchaus an die Teilung des Auges in Front- und Seitenauge bei pelagischen Tiefseedekapoden und -schizopoden. Chun hat zuerst auf diese Übereinstimmung hingewiesen und meint[1]), der Nachweis, dass derartig monströse Augen nicht nur den Krustern, sondern auch einigen pelagisch lebenden Tiefenformen von Fischen und Cephalopoden zukommen, dürfte eine wertvolle Errungenschaft der Valdivia-Expedition sein.

Mir scheint es durchaus möglich, dass eine derartige Übereinstimmung nicht nur scheinbar, sondern tatsächlich vorliegt. Während aber bei Fischen das Frontauge sicher viel detaillierter sieht als das Seitenauge, nimmt Chun für das geteilte Krustazeenauge das Umgekehrte an (auf Grund dieser Ansicht entstand erst die von dem unscharfen Sehen des Teleskopauges der Fische). Ich wage es nicht, hierin Chun vom grünen Tisch her unbedingt zu widersprechen und den Befund am Fischauge auf das Facettenauge zu verallgemeinern, da ich das letztere und seine Literatur bei weitem nicht so genau studiert habe wie das Wirbeltierauge. Manche Gründe, die von Chun aufgezählt werden, sprechen für seine Ansicht. Doch scheint mir, erst eine physikalische Prüfung der lebensfrischen brechenden Substanzen des Tiefseefacettenauges kann eine sichere Entscheidung ermöglichen, ob das Frontauge oder das Seitenauge besser sieht.

Den Werdegang des Teleskopauges hat Brauer bei Tiefseefischen nicht nur embryologisch, sondern auch vergleichend-anatomisch verfolgen können. Bei den Cephalopoden ist zurzeit augenscheinlich nur die vergleichende Betrachtung möglich. Ebenso ist es bei den Vögeln, wo das embryologische Tatsachenmaterial meines Wissens noch nicht vorliegt, während das vergleichend-anatomische namentlich durch die klassische Untersuchung Soemmering's geliefert und auch schon von Leuckart zu einigen vergleichenden Betrachtungen verwertet wurde. Die Augen vom Schwan, vom Strauß und vom Falken bilden stufenweise Über-

1) C. Chun, Aus den Tiefen des Weltmeeres. Jena 1900, S. 534.

gänge vom normalen Vogelauge zum Teleskopauge der Eule. Unter den Säugetieren dürfte sich die Fledermaus in die Reihe einfügen.

Nachdem wir gesehen haben, dass eine erhebliche relative Linsen- und Augengröße die Vorbedingung für die Bildung des Teleskopauges ist, dürfen wir uns nicht darüber wundern, dass unter den in Luft stehenden Tieren gerade bei den Vögeln die Bildungsstufen des Teleskopauges auftreten. Wird doch die Größe des Auges nicht nur durch die gebotene Lichtmenge, sondern auch durch die Schnelligkeit der Bewegungen seines Besitzers und von dem erforderlichen Grad der Sehschärfe bestimmt. Die Vögel mit ihren schnellen Bewegungen brauchen große Augen. Die Raubvögel sind bekanntlich durch eine ziemlich erhebliche Sehschärfe ausgezeichnet. Darum ist das Auge der Tagraubvögel schon halb und halb ein Teleskopauge, bei den Nachtraubvögeln aber, die als im Dunkeln sehende Tiere die größten Augen unter allen Vögeln besitzen, erreicht die Ausbildung des Teleskopauges einen besonders hohen Grad.

Da ich nun einmal vom Eulenauge spreche, so will ich bei dieser Gelegenheit noch auf eine Tatsache hinweisen, die mir ohne Suchen beim Studium des Eulenauges aufstieß. Den Augenmuskeln sollen die folgenden Zeilen gelten.

Wir sahen, dass das Auge der Nachtraubvögel dem Teleskopauge der Tiefseefische durch Konvergenz so ähnlich geworden ist. Ich glaube, diese Konvergenz kommt auch an den Augenmuskeln zum Vorschein. In ihrer Anordnung und im Verlaufe zeigen zwar die Muskeln des Eulenauges nichts Abnormes; aber sie sind außerordentlich schwach. „Musculi autem recti et obliqui," sagt Soemmering, „admodum parvi . . .: neque enim in vivis strigibus ullum bulbi motum observare neque in mortuis efficere potui, qui etiam in reliquis plerisque avibus minimus esse solet." (Als Ersatz für die eingeschränkte und bei Eulen ganz fehlende Beweglichkeit der Augen kommt den Vögeln offenbar die große Exkursionsfähigkeit der Kopfdrehungen zu.) Dem Eulenauge fehlt also die Beweglichkeit, soweit nachweisbar, und die Muskeln sind sehr schwach. Außerordentlich reduziert sind nach Brauer[1]) auch die Augenmuskeln vieler Teleskopaugen bei Tiefseefischen. Ich habe in Bergen bei Tiefseeteleostiern, die sehr große Augen haben, gleichfalls sehr schwache Augenmuskeln gesehen — wenn ich nicht irre bei *Argentina, Molva* und *Macrurus*. Ganz bestimmt habe ich behaupten können[2]), dass zwei Tiefseehaie, *Spinax* und *Chimaera*. sehr schwache Augenmuskeln besitzen. Bei einem dritten Tiefseehai,

1) l. c. (Verhandl. 1902).
2) l. c. (1905).

Laemargus, fand ich zwar sehr kräftige Muskeln, dafür aber hat dieser Fisch, wie ich heute weiß, verhältnismäßig außerordentlich kleine Augen[1]).

Wir können also feststellen, dass überall, wo große Linsen und demzufolge große Augen auftreten, die Augenmuskeln sich reduzieren.

Wie ist dies zu erklären?

Es ist ein Gedanke, den ich nicht als ganz bestimmt aussprechen will, der sich aber immer und immer wieder mir aufdrängt, dass die Muskeln bei der stammesgeschichtlichen Vergrößerung des Augapfels, bei seiner immer tieferen Einsenkung in den Schädel nicht gleichen Schritt mit dem Bulbus halten können. Sie können sich nicht so schnell rückwärts eingraben, sie müssen, wenn das Auge seinen Platz erobern will, sich selbst verkleinern. Zugunsten des wachsenden Auges atrophieren sie — natürlich phylogenetisch gesprochen.

Sollte diese Vermutung berechtigt sein, so sähen wir einem Kampf der Organe im Organismus zu, wir sähen den Bulbus siegreich, während die Muskeln unterliegen[2]). In „teleologischer" Ausdrucksweise würde dasselbe vielleicht noch etwas klarer so lauten: es ist dem Organismus unmöglich, ein stark vergrößertes Auge mit entsprechend vergrößerten Augenmuskeln zu bilden. Ein Auge von der erforderlichen Größe und Achsenlänge, aber mit schwachen Muskeln scheint dem Tiere nützlicher als ein solches, das zu klein, aber mit kräftigen Muskeln ausgerüstet wäre. Denn wir sehen jenes und nicht dieses zustande kommen.

Helgoland, 1. September 1906.

Jahresbericht über die Ergebnisse der Immunitätsforschung.

Herausgeg. von Wolfg. Weichardt.

I. Bd. Ber. über das Jahr 1905, gr. 8°, 225 S. Ferd. Enke, Stuttgart 1906.

Der Herausgeber begründet sein Unternehmen damit, dass die außerordentlich rege Arbeit, welche auf dem jungen Gebiet der Immunitätsforschung herrscht, es nur wenigen Forschern, die sich ganz auf dies Gebiet beschränken, möglich mache, von allen wichtigen neuen

---

1) Während nämlich der Linsendurchmesser bei *Spinax spinax* (L.) $^1/_{49}$, bei *Chimaera monstrosa* L. $^1/_{44}$ der Körperlänge misst, beträgt dieses Verhältnis bei *Laemargus carcharias* (O. F. Müll.) (*Laem. borealis* Fl.) nur etwa $^1/_{200}$, also enorm wenig und weniger als bei allen anderen Selachiern. Dementsprechend ist auch das ganze Auge sehr klein, wenngleich seine Sklera und Suprachorioidea sehr dick ist.

2) Es ist nach dem soeben Gesagten selbstverständlich, dass der hier supponierte, in der Phylogenese sich abspielende Kampf der Organe weit verschieden ist von W. Roux's „Kampf der Teile" (Leipzig 1881), obwohl in der Roux'schen Schrift ein kurzes Kapitel „Der Kampf der Organe" enthalten ist.

Arbeiten selbst Kenntnis zu nehmen. Es habe aber auch die Immunitätsforschung mit vielen anderen Forschungsgebieten vielfache und enge Beziehungen, so dass auch deren Angehörige in der Lage sein müssten, ihre Fortentwickelung zu verfolgen. Dem dienen nun zwar schon Zentralblätter und Jahresberichte, aber diese behandeln die Immunitätslehre nur zusammen mit anderen Gebieten und die ausführlichen Referate der Zentralblätter könnten für den Fernerstehenden nicht Wichtiges und Unwichtiges (oft schon in kurzem als falsch Erwiesenes) genügend trennen, die äußerst umfangreichen Jahresberichte mit ihrem großen Mitarbeiterstabe aber erscheinen verhältnismäßig spät, so dass sie der rasch fortschreitenden Forschung gerade auf diesem Gebiete allzusehr nachhinken.

Dem Ziele einen rasch erscheinenden (der Band lag schon im Herbst 1906 vor), nicht allzu umfangreichen, recht vollständigen Überblick über die Arbeiten eines Jahres zu bieten, der auch als Nachschlagewerk zuverlässig erscheint, ist der Herausgeber gerecht geworden. Die Referate, zum Teil Autoreferate, sind nach den Namen der Autoren alphabetisch geordnet, ein Sachregister erleichtert die rasche Orientierung über einzelne Fragen.

Ein Rückblick und ein Ausblick aus der Feder des Herausgebers sollen den Fernerstehenden in stand setzen, den Stand der Immunitätsforschung und ihre Entwickelung im Berichtsjahre in den Hauptzügen zu erfassen; dass in ihnen der persönliche Standpunkt des Vf. neben der Bemühung, allen wirklichen Bereicherungen unseres Wissens gleichmäßig gerecht zu werden, sehr hervorgehoben wird, hat dieser Absicht nicht geschadet. Somit ist ein Fortbestehen des nützlichen Unternehmens nur zu wünschen. Dem Ref. möchte es scheinen, als ob die ausländische Literatur in diesem ersten Bande noch nicht ganz in dem Maße zu ihrem Recht gekommen wäre, wie es zur Vermittlung zwischen den verschiedenen nationalen Schulen zu wünschen wäre. Durch Mithilfe sprachenkundiger Mitarbeiter zu erreichende vollkommenere Vollständigkeit in dieser Richtung erscheint wichtiger als die sachliche Ausdehnung des Gebietes, die im Vorwort angedeutet ist; die möglichst vollständige Aufnahme solcher Arbeiten, die wegen ihrer Sprache oder der Zeitschrift, in der sie erschienen sind, nur schwer im Original zugänglich sind, würde dem Jahresbericht noch größeren Wert verleihen. Es wäre wünschenswert, wenn die Bitte des Herausgebers um Autoreferate gerade bei den ausländischen Autoren, für die dies zutrifft, weithin Gehör fände.

Zahlreiche Druckfehler, wohl durch das rasche Erscheinen verschuldet, werden bei den folgenden Bänden hoffentlich zu vermeiden sein.

Werner Rosenthal.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der kgl. bayer. Hof- u. Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik — Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

XXVII. Bd. 1. Juni 1907. № 12.

Die Symbiose als Mittel der Synthese von Organismen.

(Der Akademie vorgelegt 25. Oktober 1906.)

(Aus dem Russischen mit Zusätzen übersetzt.)

Von A. **Famintzin** (Famincyn).

Als Grundprinzip und zugleich als Ausgangspunkt aller gegenwärtigen biologischen Arbeiten wird angenommen, dass aus den einfachsten Organismen, den Protozoen, alle übrigen durch allmähliche Differenziation sowohl der Gewebe und Organe, als auch der Funktionen herangebildet werden. Dieser Vorgang wird als Evolution bezeichnet und von den meisten Gelehrten als ein, keiner weiteren Untersuchung bedürfendes Axiom hingestellt, obwohl bis jetzt kein einziger konkreter Fall von einer durch direkte Beobachtung konstatierten Verwandlung einer einfacheren Form in eine kompliziertere, sowohl im Tier- als Pflanzenreiche zum Beweise der Evolution vorgeführt wird. Letztere Forderung wird gewöhnlich sogar als eine verfehlte von vornherein abgewiesen aus der Überzeugung, dass ein solcher Vorgang einige Jahrhunderte, vielleicht viele Jahrtausende zu seiner Vollführung bedarf.

In den folgenden Zeilen werde ich mich bemühen zu zeigen, dass eine direkte Beobachtung der Synthese von organischen Formen nicht nur möglich ist, sondern in den sechziger Jahren des vorigen Jahrhunderts für eine Gruppe von Organismen unwiderleglich be-

wiesen ist. Ich meine die Synthese der Flechten mittelst der Symbiose von Algen und Pilzen. Sonderbarerweise sind diese Tatsachen bis auf jetzt in bezug auf die Lehre von der Evolution der Organismen nicht ausgenützt worden.

Die Synthese der Flechten ist, wie bekannt, außer allem Zweifel gesetzt worden: 1. es ist gelungen, die Gonidien außerhalb der Flechten zu kultivieren, also ihr selbständiges Leben, das Wachsen und die Vermehrung durch Teilung, in manchen Fällen sogar die Zoosporenbildung zu beobachten. Außerdem ist die Identität der Gonidien mit einer ganzen Anzahl von typischen Algen sicher gestellt worden. 2. Zugleich ist das farblose Gewebe der Flechten, als aus Pilzhyphen bestehend, erkannt worden, und es ist gelungen aus den von ihnen erzeugten Sporen, ohne Beihilfe der Gonidien, einen Thallus mit völlig entwickelten Apothecien zu erziehen. 3. Durch Zusammenbringen der Gonidien und Sporen ist es mehreren Forschern geglückt die Synthese der Flechten herzustellen. 4. In den Soredien endlich ist eine Vermehrungsart entdeckt bei der die neu erzeugten Flechten vom ersten Moment an, als typische, aus Gonidien und Hyphen bestehende Gebilde erscheinen.

Indessen werden diese Tatsachen bis auf heute unter einem ganz anderem Gesichtspunkte aufgefasst, derjenigen Ansicht entsprechend, die ihnen der berühmte Flechtenforscher Prof. Schwendener gegeben hat. Nach ihm stellen die Flechten keine den übrigen Pflanzen gleiche Organismen dar, sondern sind Komplexe von Algen und den auf ihnen parasitierenden Pilzen. Seiner Ansicht nach wäre die Klasse der Flechten zu streichen und letztere in die Klasse der Pilze, als nächste Verwandte der parasitischen Pilze, zu versetzen. Diese Anschauung hat in wissenschaftlichen Kreisen in kurzer Zeit eine allgemeine Anerkennung erworben und ist in der Wissenschaft so fest eingebürgert, dass auch noch jetzt in allen, die Flechten betreffenden Arbeiten die Ansichten von Schwendener als Grundlage gelten.

Die der Lehre von Schwendener nahestehende Deutung der Lichenen als Konsortien (Reinke) und als symbiotische Kolonien (De Bary) ließ die Ansicht unangetastet, dass die Lichenen keine den übrigen Pflanzen gleiche Organismen, sondern von letzteren gänzlich verschiedene Gebilde darstellen.

Obwohl Reinke die Flechten als „morphologische Einheiten, morphologische Individualitäten“ bezeichnet und von einer, von den Pilzen gänzlich verschiedenen phylogenetischen Entwicklung der Flechten spricht, obgleich er sie, „in systematischer Hinsicht, als selbständige Organismen betrachtet und die sie zusammensetzenden Algen und Pilzen als Flechtenorgane bezeichnet, bleiben sie, auch seiner Darstellung nach, gegenüber den übrigen Organismen, als isoliert stehende Gebilde.

In den folgenden Zeilen will ich versuchen die Kluft hinsichtlich der Entwicklung und des Baues der Flechten einerseits und der übrigen Organismen andererseits zu ebnen, und noch einen Schritt weiter gehend als Reinke, nachforschen ob es nicht möglich sei nachzuweisen, oder wenigstens wahrscheinlich zu machen, dass mit der Zeit auch die typischen Organismen sich als Konsortien herausstellen werden und die Symbiose als eines der Mittel bei der Synthese von Organismen erkannt wird.

Es ist mir geglückt in der Forschung über Flechten einen Beitrag zu liefern, indem in einer gemeinsamen, von mir und dem verstorbenen Prof. Baranetzky publizierten Arbeit es uns gelungen ist nachzuweisen, dass die Gonidien der heteromeren Flechten ein selbständiges Leben führen können und außerhalb der Flechte weiter wachsen und sich sowohl durch Teilung, als auch durch Zoosporen vermehren. Wir haben ferner auf die Identität der von uns isolierten Gonidien mit einer längst bekannten Alge: dem *Cystococcus humicola* hingewiesen. Indem wir aber, der damals herrschenden Ansicht zufolge, die Flechten für den übrigen Pflanzen gleiche Organismen hielten, glaubten wir die Gonidien und die mit ihnen identischen Algen aus der Liste selbständiger Organismen streichen zu müssen. Schon nach der Publikation unserer Arbeit trat Schwendener mit seiner neuen Lehre über Flechten hervor.

Indem ich sofort die Richtigkeit der von Schwendener behaupteten Selbständigkeit der Gonidien als Algen und der Flechtenhyphen als echter Pilzhyphen anerkannte, erschien mir die Deutung der Flechten als auf Algen parasitierender Pilze gewagt und schwerwiegenden Einwendungen ausgesetzt zu sein. Seit jener Zeit (1868) habe ich fortwährend, an die Flechtenfrage anknüpfend, mich bemüht, aus Pflanzen, den Gonidien entsprechend, einen chlorophyllhaltigen Organismus auszuscheiden und ihn zum selbständigen Leben zu zwingen. Obwohl mir dieses Ziel zu erreichen noch nicht gelungen ist und ich noch jetzt Versuche in dieser Richtung anstelle, wage ich meine Ansichten auseinander zu setzen, da in den zwei letzten Dezennien, von mehreren Forschern, wichtige und meinen Ansichten günstige Beiträge vorliegen.

Es waren folgende Gründe, die mich bewogen, nach der Isolation, aus chlorophyllhaltigen Pflanzen, eines chlorophyllhaltigen Organismus zu streben: es hatte sich herausgestellt, dass die Zellkerne, Chromatophoren und mehrere andere Zellenbestandteile nicht, wie man früher meinte, allmählich aus dem Plasma, durch Differenzierung gebildet werden. Im Gegenteil ist bewiesen worden, dass jeder dieser Bestandteile der Zelle ein ganz selbständiges Leben führt und ausschließlich durch Teilung sich vermehrt. Es bot großes Interesse dar nachzuforschen, ob ihre Selbständigkeit nicht weiter reiche, als es bisher beobachtet wurde, und fürs erste zu prüfen, ob

die Chromatophoren, oder ein einfacher, sie enthaltender Organismus, vielleicht, gleich den Gonidien, Zooxanthellen und Zoochlorellen, die Fähigkeit besitze, außerhalb der Zelle sich selbständig zu entwickeln.

Da aber die über Zooxanthellen und Zoochlorellen vorhandenen Angaben, meiner Ansicht nach, unzureichend waren, entschloss ich mich dieselben durch eigene Beobachtungen zu vervollständigen. Sollte ich zu einem negativen Resultate gelangen, so wären, meinte ich, die weiteren Versuche mit Chromatophoren aufzugeben, im entgegengesetzten Falle der Fortsetzung wert sein. In den beiden diesem Gegenstande gewidmeten Arbeiten habe ich eine vollkommene Bestätigung der Fähigheit sowohl der Zooxanthellen als der Zoochlorellen ein selbständiges Leben zu führen, erhalten.

Da für meine Ansichten die Behauptung Schimper's, dass in den reifen Samen schon fertig gebildete Chromatophoren enthalten sind, eine überaus wichtige war, beschloss ich noch eine Nachprüfung zu unternehmen und zwar an *Helianthus annuus*, welcher nach Mikosch ein sehr günstiges Objekt sei für die Demonstration der in ergrünenden Keimlingen stattfindenden Bildung der Chromatophoren direkt aus dem Plasma. Es hat sich aber auf eine ganz unzweifelhafte Weise herausgestellt, dass in den reifen, noch ganz farblosen Keimlingen von *Helianthus*, Chromatophoren schon enthalten sind und ausschließlich aus ihnen sich die Chromatophoren der Keimlinge heranbilden.

Die von mehreren Autoren geäußerten, meinen Ansichten günstigen Angaben, beziehen sich teilweise auf Chloroplasten, teilweise auf fremde Eindringlinge (Zooxanthellen und Zoochlorellen) und weisen nach, dass sowohl diese wie jene bis in die Eizellen gelangen und den aufeinanderfolgenden Generationen überliefert werden, eine Anweisung, die für den von mir behandelten Gegenstand: der Synthese der Organismen durch das Aneinanderfügen und gemeinsames Leben von einfacher gebauten Organismen, von größter Bedeutung ist.

1. Im Jahre 1885 hat Schimper für drei voneinander weit stehenden Phanerogamen (*Hyacinthus non scriptus*, *Daphne Blagayana* und *Torenia asiatica*) das Vorhandensein der Chromatophoren in der Eizelle und dem Embryosack nachgewiesen.

2. Nach Hamann's Beobachtungen an *Hydra viridis* gelangen die nur im Entoderm vorhandenen Zoochlorellazellen zu den Eieranlagen der Hydra, obwohl letztere im Ektoderm liegen, welches von dem Entoderm durch eine konsistente Membran (Stützlamelle) getrennt ist. Da bei Zoochlorella kein bewegliches Stadium nachgewiesen ist, müssen, meint Hamann, ihre Zellen mittelst mechanischen Druckes die Stützlamelle durchbrechen um in die Eieranlagen zu gelangen.

3. Von mehreren Beobachtern ist schon auf das eigentümliche Verhalten der Orchideen gegen die in ihnen vorhandenen Endophyten hingewiesen worden. Warlich hat über 500 (?) Formen dieser Familie untersucht und alle von einem endophytischen Pilz infiziert gefunden.

Die ausführlichsten diesen Gegenstand betreffenden Arbeiten verdanken wir Bernard. Es sind von ihm (1904) zu diesem Zwecke streng aseptisch durchgeführte Versuche an verschiedenen Repräsentanten von Orchideen angestellt worden. Es hat sich eine allen untersuchten Orchideen gemeine Eigentümlichkeit darin erwiesen, dass sie zu bestimmten Zeiten für ihre weitere Entwickelung der Beihilfe des Endophyten bedürfen. Mehreren Orchideen ist seine Gegenwart sogar für das Auskeimen der Samen unumgänglich. Es keimen nur die von ihm infizierten Samen; die übrigen, obwohl völlig frisch erhalten, bleiben monatelang unverändert, während, nach dem Hinzufügen des Endophyten, sie sogleich eine normale Keimung eingehen.

Besonderes Interesse beansprucht unter diesen Formen *Neottia Nidus Avis.* Diese des Chlorophylls fast entbehrende Pflanze macht unter dem Boden ihre ganze Entwickelung durch und sendet in die Luft nur ihre Blumen und Früchte tragenden Sprosse. Der Endophyt der *Neottia* verschont die noch in der Entwickelung sich befindenden Teile und ist in ihnen erst nur dann zu finden, wenn sie völlig ausgewachsen sind.

Unter den, über der Erde erscheinenden Sprossen lassen sich zwei Kategorien unterscheiden: solche, die an der Luft ihre Entwickelung vollenden und andere, die bald nach ihrem Hervorbrechen umbiegen, in den Boden sich versenken und unterirdisch ihre Entwickelung vollenden. Die an der Luft verbleibenden Sprosse werden von dem Endophyten während ihrer Entwickelung in ihrer ganzen Länge verschont. Die Infektion der Keime findet erst statt, nachdem diese Sprosse in Fäulnis übergegangen sind. In den unter der Erde sich entwickelnden Sprossen dagegen erreicht der Endophyt die Früchte, wenn sie völlig reif, aber noch geschlossen sind. Der Endophyt, zu den Keimen angelangt, infiziert sie. Infolgedessen beginnt sogleich das Keimen, während die Frucht geschlossen bleibt; so dass bei ihrem Öffnen man eine große Anzahl von Keimlingen in verschiedensten Stadien der Entwickelung zu Gesicht bekommt.

Wir haben also hier noch einen Fall vor uns, wo ein aus der Mutterpflanze stammender Fremdling der neuen Generation, im Beginn der Keimung, einverleibt wird.

Der Hauptsache nach analoge, aber in gewissen Hinsichten mehr oder weniger abweichende, bei anderen Orchideen von Bernard erhaltenen Resultate, glaube ich hier übergehen zu können, in-

dem letztere, meiner Ansicht nach, einer Nachuntersuchung bedürfen.

Anmerkung. Einen wichtigen Beitrag zu der hier behandelten Frage bietet die Arbeit von Gallaud. In ihr sind sehr ausführliche und interessante Angaben über das Vorkommen und die Struktur des *Mycorhiza endotropha* enthalten. Leider aber sind die vom Autor aus den Beobachtungen gemachten Schlüsse nicht ohne weiteres annehmbar und lassen viele Einwendungen zu. Als Beispiele mögen folgende dienen: 1. aus dem Besitz von eigentümlichen Charakteren des Pilzes dieser Mycorhizen, welche bei den übrigen Pilzen aber fehlen, wird der Schluss gezogen, dass die Mycorhizen nur von einer Pilzform, oder einer Gruppe sehr nahe verwandten Formen stammen. Dieser Schluss ist, meiner Ansicht nach, nicht zulässig und zwar aus folgenden Gründen: a) dem Autor ist bis jetzt die Kultur des Pilzes außerhalb der Pflanze nicht gelungen, also die Form des Pilzes vollkommen unbekannt geblieben; b) das Vorhandensein der ausschließlich den Pilzen dieser Mycorhizen eigenen Charakteren wie die stellenweise zu Blasen anschwellenden Hyphen, die äußerst stark entwickelten und verzweigten Saugapparate, als auch die Sporangiolen können keinenfalls als Beweise dieses Schusses dienen. Mit demselben Rechte lässt sich behaupten, dass die vorhandenen, von den übrigen Pilzen der Mycorhizen unterschiedenen Charaktere nicht ihnen angehören, sondern nur als Folgen ihrer innerhalb der Pflanze vorgehenden Entwickelung erscheinen.

4. Zum Schlusse der die Pflanzen betreffenden Angaben will ich noch die Untersuchungen von Eriksson erwähnen. Dieser hochverdiente Forscher, der sich viele Jahre lang mit Untersuchungen über Rostpilze beschäftigt und eine ganze Reihe diesen Gegenstand betreffenden Arbeiten publiziert hat, versichert, dass trotz großer verwendeter Mühe es ihm niemals gelungen ist, während mehrerer Wochen vor dem Ausbruche der Uredosporenpusteln, als auch in den Wintermonaten, sogar Spuren eines Myceliums in den Geweben der von Rostpilzen infizierten Pflanzen zu finden. Erst nach der Eruption der Uredosporenpusteln gelang es ihm, Myceliumfäden zur Ansicht zu bekommen, aber nur in der nächsten Entfernung von den Pusteln. Dagegen konnte er in vielen Zellen der Nährpflanze eigentümliche plasmatische Gebilde nachweisen, welche, seiner Meinung nach, ein noch nicht beobachtetes Entwickelungsstadium der Rostpilze darstellt. In dieser Form verbleibt nach Eriksson der Rostpilz eine gewisse Zeit und vollführt in diesem Stadium seine Wanderungen innerhalb der Pflanze. Eriksson bezeichnet diese plasmatischen Gebilde als „Mycoplasma“ und behauptet, dass in ihnen die beiden Plasma: das der Zelle und der Rostpilze vorhanden sind, ohne dass wir, mit den jetzt uns zu Gebot stehenden Mitteln, sie voneinander unterscheiden können. Das Zusammenleben dieser beiden Plasma belegt Eriksson mit dem Namen: „Mycoplasma symbiosis“.

Ich hielt für notwendig, dieses Resultat von Eriksson zu erwähnen, obwohl es noch nicht als zweifellos angesehen werden kann. Die Abwesenheit des Mycels, während langer Perioden vor dem Erscheinen der Fruktifikationen der Rostpilze wird auch von Tischler behauptet und ist allenfalls einer sorgfältigen Nach-

prüfung wert, um das Mysteriöse in dem Verhalten der Rostpilze zu klären. In seinen in den Jahren 1902 und 1903 gemachten Untersuchungen konnte Tischler, gleich Eriksson, niemals das Mycelium von *Uredo glumarum* in den jungen Pflänzchen finden. Dagegen konnte er dem Mycoplasma entsprechende Gebilde in vielen Zellen nachweisen. Auf welche Weise das Mycoplasma sich bildet, hat Tischler nicht aufzuklären vermocht. Nach dem Erscheinen des Pilzes in den Interzellularräumen soll der Pilz, nach Tischler, folgende Entwickelung durchmachen. In dem nächsten Stadium erscheint er als ein der Querwände entbehrendes, die Interzellularräume ganz erfüllendes Mycelium. Dieses „Protomycelium" bietet auf Längsschnitten öfters ein dem Plasmodium ähnliches Bild dar. Dem Mycoplasma ähnliche Gebilde wurden, nach Tischler, auch von anderen Forschern gesehen: von Vuillemin in der durch *Cladochytrium pulposum* infizierten *Beta vulgaris* und von Toumey in den vom *Dendrophagus globosus* infizierten Obstbäumen. Diese Nachuntersuchung ist deshalb noch sehr wünschenswert, weil nach Eriksson die Rostpilze, als Mycoplasma, in den Samen sich vorfinden und also eine Infektion der Nachkommen, beim Ausbleiben einer Infektion von außen durch Pilzsporen, verursachen können, und Eriksson's Angaben nach auch zustande bringen.

5. Eine Übertragung auf die Nachkommen bei der Seidenraupe der als „Pebrine" bezeichneten Krankheit bietet einen längst bekannten Fall einer Infektion der Eier des Schmetterlings durch die, diese Krankheit verursachenden Bakterien. Letztere bleiben, nach Pasteur, dem wir diese Entdeckung verdanken, in dem Ei anfänglich unverändert, indem sie erst zur Zeit der Entwickelung der Raupe zu wachsen und sich zu vermehren beginnen.

Es seien hier noch folgende interessante Beispiele der Infektion durch Parasiten sowohl der Eizellen, als der Testicula erwähnt:

1. Es ist die, die Syphiliskrankheit verursachende *Treponema pallidum* (*Spirochaete pallida* Schaudinn) von Levaditi und Sauvage in den Eizellen eines Mädchens und von Fouquet in den testicula eines Knabens, die von syphilitischen Müttern stammten, entdeckt worden.

2. Ebenso wird *Babesia bigemina*, die als Parasit den Boophilus bovis bewohnt, und die Texasfiber bei Ochsen verursacht, durch die Eier des Boophilus von Generation zu Generation überliefert.

Außer diesen Zeugnissen lassen sich von mehreren Seiten, obwohl noch schwache Stimmen, zu gunsten meines Strebens ein chlorophyllhaltiges Gebilde aus der Zelle zu isolieren und, den Gonidien gleich, außerhalb der Zelle zur selbständigen Entwickelung zu bringen, hören.

Im Jahre 1883 äußerte sich Schimper folgendermaßen:

„Sollte es sich definitiv bestätigen, daß die Plastiden in den Eizellen nicht neu gebildet werden, so würde ihre Beziehung zu dem sie enthaltenden Organismus einigermaßen an eine Symbiose erinnern. Möglicherweise verdanken die grünen Pflanzen wirklich einer Vereinigung eines farblosen Organismus mit einem von Chlorophyll gleichmäßig tingierten ihren Ursprung. Nach Reinke (Allgemeine Botanik, p. 62) vermögen die Chlorophyllkörner sogar unter Umständen selbständig zu leben; er beobachtete diese Erscheinung, nach einer mir gemachten Mitteilung, deren Veröffentlichung mir freundlichst gestattet wurde, an einem faulenden Kürbis, dessen Chloroplasten, von Pleosporafäden umsponnen, in abgestorbenen Zellen weiter vegetierten und sich durch Teilung vermehrten."

In der im Jahre 1896 erschienenen Dissertation von Herrn Tswett, findet sich folgende Äußerung: „Plusieurs auteurs ont affirmé d'ailleurs, que les chloroplastes peuvent vivre en dehors du cytoplasme vivant, après résorption ou désorganisation de celui-ci." „Mais il faut bien convenir, que les observations de MM. Tschirch et Reinke sont de pures hypothèses." „A l'heure qu'il est nous n'avons donc aucune observation incontestable de chloroplastes vivant en dehors du protoplasma vivant."

„Peut on realiser la chose experimentalement? Nous avons lieu d'en douter."

Er schließt aber seine Betrachtungen mit folgenden Worten: „Au surplus l'hypothèse de l'origine symbiotique de la cellule, pour n'être pas improbable, ne s'impose nullement à la pensée."

Endlich ist im Jahre 1905 eine Abhandlung von Herrn Mereschkowsky: über die Natur und Ursprung der Chromatophoren im Pflanzenreiche erschienen, in welcher den meinigen ähnliche Betrachtungen und Ansichten niedergelegt sind, leider aber in einer konfusen Weise. Beim Lesen seiner Arbeit drängt sich unwillkürlich die Idee auf, dass der Autor in dieser Frage wenig bewandert sei und außerdem in der diesen Gegenstand behandelnden Literatur vage Kenntnisse besitzt. So sind vom Autor die charakteristischen, von den übrigen Forschern anerkannten Unterschiede zwischen Zoochlorellen und Chromatophoren unbeachtet geblieben, nämlich: das Vorhandensein eines Zellkernes und einer Membran bei Zoochlorellazellen und ihr Mangel bei Chromatophoren (der nocht nicht recht bewiesene Mangel der Membran wird vom Autor anerkannt).

Es ist mir unverständlich, weshalb der Autor (p. 598) ohne Widerlegung dieser Angaben zu behaupten wagt, dass „die Chromatophoren eine vollständige Analogie mit Zoochlorellen zeigen" und weiter (p. 599): „Eine so vollständige Analogie macht es höchst wahrscheinlich, dass die Chromatophoren selbständige Organismen vorstellen, die mit farblosen Zellen in symbiotisches Zusammenleben

getreten sind." Ferner: „Eine Theorie, wie die hier vorgeschlagene, würde viel an Wahrscheinlichkeit gewinnen, wenn es gelingen würde, die Existenz irgend welcher Symbionten ähnlicher, frei lebender Organismen zu beweisen. Als solche Organismen können nun die niedrigen Formen der *Cyanophyceae* angesehen werden. Denn zwischen einem Chromatophor und einer *Aphanocapsa* oder *Microcystis* ist der Unterschied sehr gering, wie das aus der vorliegenden Tabelle zu ersehen ist."

Die Identifizierung der *Cyanophyceae* mit Chromatophoren ist rein aus der Luft gegriffen, wie auch die weitere Behauptung des Autors (p. 601): „dass die Chromatophoren ins Plasma eingedrungene Cyanophyceen sind."

Aus den angeführten Zitaten ist zu ersehen, dass, obgleich wir bis jetzt noch keinen unzweifelhaften Beweis für das selbständige Leben eines aus der Zelle isolierten chlorophyllhaltigen Organismus haben, es auch keine Gründe gibt, dieses zu negieren; im Gegenteil sprechen viele Tatsachen zugunsten dieser Ansicht und spornen an, die begonnenen Versuche fortzusetzen.

Die in den letzten Jahren ausgeführten, oben angeführten Untersuchungen haben erwiesen, dass außer den Flechten ein ununterbrochenes Zusammenleben sowohl bei Cryptogamen wie bei Phanerogamen und Tieren zustande kommt; wir haben also schon jetzt eine ziemliche Anzahl von Pflanzen und Tierformen, die nicht, wie man bisher annahm, den übrigen ähnliche Organismen sind, sondern symbiotische Gebilde (Konsortien) aus verschiedenen Organismen darstellen. Dass in diesen Fällen (z. B. den Orchideen) von einem Parasitismus keine Rede sein kann, ist, wie oben gezeigt wurde, dadurch beseitigt, dass der als Parasit zu bezeichnende Pilz eine unumgängliche Bedingung zur Entwickelung der Orchideen bietet. So sonderbar es auch klingen möchte, erlaube ich mir zu behaupten, dass wir, strenge genommen, nur das symbiotische Gebilde, nicht aber die Orchideenpflanzen kennen, da es noch nicht gelungen ist, dieselben ohne Zutun des Pilzes zu erziehen. Dasselbe lässt sich auch hinsichtlich des die Orchideen bewohnenden Pilzes folgern, obgleich Bernard angibt, ihn in einem künstlichen Medium erzogen zu haben. In welchem Grade der künstliche Boden Bernard's der normalen Entwickelung des Pilzes günstig war, ist aus den wenigen Versuchen nicht zu ersehen.

Höchst auffallend ist es, dass in dem Zeitraume von 1868 bis heute von seiten der Botaniker, außer Reinke, gegen die Behauptung von Schwendener, dass die Flechten als Klasse zu streichen seien, kein Einspruch erhoben worden ist. Wir waren, so viel ich weiß, bis auf 1904, die einzigen, denen diese Forderung unannehmbar erschien. Meiner Ansicht nach haben wir in den Flechten den ersten, sicheren, tatsächlichen Beweis zur Stütze der Evolutionstheorie der Organismen.

Ich war daher nicht wenig erfreut, als ich in dem Werke von Prof. Weismann (1904) folgende, meinen Ansichten vollkommen entsprechende Äußerung fand. Auf Seite 145 steht folgendes geschrieben: so sehen wir in den Flechten, dass auch differente Arten sich zu einem neuen, physiologischen Ganzen, einer Lebenseinheit, einem Individuum höherer Ordnung, verbinden können. Wenn ich im Beginn dieser Vorträge sagte, die Entwickelungstheorie sei heute keine bloße Hypothese, ihre Richtigkeit im allgemeinen lasse sich für denjenigen nicht mehr bezweifeln, der die Tatsachen kennt, welche uns heute vorliegen, so dachte ich unter anderem auch an diese Tatsachen der Symbiose und vor allem an diejenigen der Flechten." Diese Ansichten hat aber Weismann in seinem umfangreichen Buche über Deszendenztheorie nirgends weiter berücksichtigt, weshalb sie ohne Zusammenhang mit seiner eigentümlichen Evolutionstheorie dasteht.

Zum Schlusse will ich die Folgerungen aus dem oben angeführten kurz zusammenstellen[1]):

1. In den Flechten haben wir einen streng bewiesenen Fall der Synthese eines höher organisierten Wesens aus zwei einfacheren, die zum symbiotischen Leben zusammentreten. Diese Tatsache ist deshalb besonders interessant, weil wir von jetzt an zur Stütze der Lehre von der Evolution der Organismen nicht bloß theoretische Betrachtungen, sondern auch tatsächliches Material vorführen können. Der erste sichere Schritt ist getan; wir wollen hoffen, dass die nächsten Schritte nicht lange auf sich werden warten lassen. Diesem zufolge sollte meiner Ansicht nach die Klasse der Flechten restauriert werden. Diese hat schon Reinke (1894) in seinen Flechtenstudien sehr scharf betont.

2. Die ersten Schritte in diesem Gebiete sollten, meiner Ansicht nach, dem Aufsuchen und Erforschung verschiedenster Symbiosen, hauptsächlich solcher, bei denen höher gebaute Formen geschaffen werden (formative Symbiosen), zum Ziele haben.

3. Darauf wäre zu versuchen die Pflanzenzellen in ihre nächsten Komponenten a) in einen farblosen, aus Plasma und Zellkern oder Zellkernen bestehenden und b) mit Chloroplasten versehenen zu spalten.

4. Sollte dieses gelingen, so wäre als nächste Aufgabe: die Synthese der Zelle aus den farblosen und den grüngefärbten Organismen zu erhalten.

---

1) Indem ich von der Synthese der Flechten spreche, will ich die Bemerkung einschalten, dass damit nicht behauptet werden soll, dass es unter den zu den Flechten gerechneten Wesen auch nicht solche gibt, die alle möglichen Übergänge zum Parasitismus darstellen. Ich will nur gesagt haben, dass die meisten und charakteristischsten Flechten nicht parasitäre Gebilde, sondern auf synthetischem Wege, aus Algen und Pilzen entstandene komplizierter gebaute Pflanzenformen darstellen.

5. Dann würden folgende Aufgaben auftauchen: jedes der beiden erhaltenen Spaltungsprodukte der Zelle einer weiteren Zerlegung zu unterwerfen und, in dieser Richtung fortfahrend, nach Möglichkeit den einfachsten, elementaren Lebenseinheiten sich zu nähern; endlich aus diesen wieder die Synthese der Zelle zu versuchen[1]).

6. Die Bakterien in den Kreis der Symbionten heranzuziehen.

7. Im Falle, dass alle diese Voraussetzungen sich verwirklicht hätten, würden wir imstande sein, den jetzt so genannten natürlichen Systemen ein bei weitem überlegeneres zu konstruieren und also, gleich den in der Chemie geübten Methoden, die Stellung der Pflanze (und des Tieres) im System nach analytischen und synthetischen Daten nachzuweisen.

Verzeichnis der in der Abhandlung zitierten Werke.

De Bary, Die Erscheinung der Symbiose. 1879.

Bernard (Noël), Études sur la tuberisation. Rev. gen. de Botanique. T. 14 (1902) et T. 15 (1904).

Eriksson, Sur l'origine et la propagation de la rouille des Céréales par la semence. Ann. d. Sc. Naturw. Ser. VIII, T. 14 (1901) et T. 15 (1902).

Famintzin et Baranetzky, Die Entwickelungsgeschichte der Gonidien und Zoosporenbildung der Flechten. Mém. d. l. Acad. Imper. d. Sciences de St. Petersbourg Ib. Ser. VII, T. 11, Nr. 9 (1867).

— Beitrag zur Symbiose von Algen und Tieren. Ib. Ser. VII, T. 36, Nr. 16 (1889).

— Beitrag zur Symbiose von Algen und Tieren. Ib. Ser. VII, T. 38, Nr. 1 (1891).

— Nochmals die Zoochlorellen. Erwiderung. Biol. Centralbl. Bd. 12 (1892).

— Über Chlorophyllkörner der Samen und Keimlinge. Mel. biol. d. l. Acad. Imper. d. Sc. de St. Petersbourg, T. 13, livraison 3 (1893).

Fouquet, Présence du *Spirochaete pâle* dans le testicule d'un nouvau-né hérédo-syphilitique. Comp. rend. T. 143, p. 792 (1906).

Gallaud, Études sur les mycorhizes endotrophes. Rev. gener. de Botanique T. 17 (1905).

Hamann, Zur Entstehung und Entwickelung der grünen Zellen bei *Hydra viridis*. Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. 37 (1882).

Levaditi et Sauvage, Pénétration du *Treponema pallidum* dans l'oeuf. Compt. rend. T. 142 (1906).

Mereschkowsky, Über die Natur und Ursprung der Chromatophoren im Pflanzenreiche. Biolog. Centralbl. Bd. 25, Nr. 18 u. 21 (1905).

1) Es gibt eine bedeutende Zahl von Gelehrten, welche die Zelle als einen symbiotischen Komplex betrachten und bei der Zergliederung der Zelle so weit gehen, dass sie als einfache elementare Einheiten, der direkten Beobachtung, infolge ihrer kleinen Dimensionen, unzugängliche Wesen annehmen; letztere sind von verschiedenen Autoren mit verschiedenen Namen versehen worden. Alle diese Untersuchungen weisen einen ihnen gemeinsamen Charakter; sie sind rein spekulativ und ihre Resultate dem experimentellen Nachprüfen unzugänglich. — Meine hier auseinandergesetzten Gedanken und Anschauungen sind auch theoretischer Natur, aber von den eben angeführten dadurch gänzlich verschieden, dass sie auf Tatsachen beruhen; wenn auch unter den angeführten auch nicht bewiesene sich befinden, so können letztere doch einer Nachprüfung unterworfen werden. Infolge dieses prinzipiellen Unterschiedes in der Methode der Behandlung des Gegenstandes glaube ich berechtigt zu sein, in der kurzen Mitteilung diese rein spekulativen Arbeiten mit Schweigen zu übergehen, obwohl sie manche interessante Hinweisungen enthalten.

Mikosch, Über die Entstehung der Chlorophyllkörner. Sitzungsber. d. kais. Ak. d. Wiss. in Wien Bd. 92 (1885).
Pasteur, Études sur la maladie des vers à soie. Paris 1870.
Reinke, Abhandlungen über Flechten. Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. 26, 28, 29. (1894, 1895 u. 1896.)
Schimper, A. T. W., Über die Entwickelung der Chlorophyllkörner und der Farbkörper. Bot. Zeit. (1883).
Schwendener, Über die Beziehungen zwischen Algen und Flechtengonidien. Bot. Zeit. (1868).
— Die Algentypen der Flechtengonidien. 1869.
Tischler, Kurzer Bericht über die von Eriksson und mir ausgeführten Untersuchungen über das vegetative Leben des Gelbrostes (*Puccinia glumarum* Eriks. et Henn.). Biol. Centralbl. Bd. 24, Nr. 13 (1904).
Toumey, A., Inquiry into the cause and nature of crown-gall. Arizona Experiment. Stat. 1900. Bull. 33.
Tswett, Études de physiologie cellulaire. 1896.
Vuillemin, Antibiose et symbiose. Assoc. Franc. pour l'avancement des Sc., Congrès de Paris 1889. Seance du 14 Oct.
Wahrlich, Beitrag zur Kenntnis der Orchideenwurzelpilze. Bot. Zeit. (1886).
Weismann, Vorträge über Deszendenztheorie. 2. Aufl., p. 144—146 (1904).

Über das Parietalauge von Lacerta agilis und Anguis fragilis.

Von Dr. M. Nowikoff.

Mit 9 Figuren im Text.

(Aus dem zoologischen Institut zu Heidelberg.)

Das augenähnliche Parietalorgan der Saurier, welches von F. Leydig im Jahre 1872[1]) entdeckt wurde, hat seitdem die Aufmerksamkeit zahlreicher Forscher auf sich gezogen. Ich brauche die vielen Literaturangaben hier nicht zusammenzustellen, da dies schon von manchen Autoren, besonders ausführlich von Gaupp[2]) und Studnička[3]) geschehen ist.

Beim Studium der betreffenden Organe kann man zwei Richtungen verfolgen. Erstens untersucht man die Entwickelungsgeschichte des Organs und seine Beziehung zum Nachbarorgan — der Epiphyse. Als Resultat solcher Untersuchungen hat es sich ergeben, dass das Parietalauge, ebenso wie die Epiphyse, in Form einer sackartigen Ausstülpung aus der dorsalen Gehirnwand entstehen. Doch bleibt bis jetzt die Frage unentschieden, ob das Parietalorgan ursprünglich eine von der Epiphysenausstülpung abgeschnürte Partie oder ob es eine selbständige Aussackung der Gehirnwand ist. Ebenso verschieden sind die Meinungen der Autoren darüber, ob die beiden Organe in ihrem primitiven Zustande paarig oder unpaar waren.

1) F. Leydig. Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.
2) E. Gaupp. Zirbel, Parietalorgan und Paraphysis. Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte. Bd. 7, 1897.
3) F. K. Studnička. Die Parietalorgane. Lehrb. der vergleichenden mikroskop. Anatomie der Wirbeltiere v. Oppel. Jena 1905.

Ich konnte leider auf diese Probleme nicht eingehen, da mein Untersuchungsmaterial vorerst hauptsächlich aus erwachsenen Tieren bestand. Deswegen wollte ich bei meinen Studien in einer anderen Richtung vorgehen, indem ich die Frage über die Funktionsfähigkeit des Parietalauges im erwachsenen Zustande zu entscheiden versuchte. Bei der Schwierigkeit der physiologischen Experimente schien es mir wichtig, vorerst das Vorhandensein einer nervösen Verbindung zwischen dem Organ und dem Gehirn festzustellen und dann die Beziehung des eventuell vorhandenen Nerven zu den Sinneszellen zu prüfen. Der letztere Punkt wurde in der Literatur bis jetzt kaum berücksichtigt. Außerdem hielt ich es für notwendig eine nochmalige genauere Untersuchung der Retina vorzunehmen. Ich werde nachher zeigen, dass ich dabei zu einer von der früheren ganz abweichenden Auffassung des Retinabaues gekommen bin.

Als Material meiner Untersuchung habe ich solche einheimische Eidechsen gewählt, bei welchen die Augenähnlichkeit des Parietalorgans am deutlichsten ausgesprochen ist, nämlich *Lacerta agilis* und *Anguis fragilis*. Die abgeschnittenen Köpfe der Tiere wurden mit bestem Erfolg in konzentrierter Sublimatlösung oder Sublimatessigsäure konserviert. Zum Entkalken diente 1—2% Lösung von Salpetersäure in 70% Alkohol. Was die Färbungen angeht, so habe ich die deutlichsten Präparate mit der Mallory'schen Dreifachfärbung[1]) erhalten. Als sehr geeignet, besonders zur Verdeutlichung der Zellkonturen, hat sich auch die Methode von Schuberg (Boraxkarmin, 1% Osmiumsäure, Holzessig) erwiesen.

Auf die Beschreibung der **Augengestalt** brauche ich kaum einzugehen, da diese von früheren Forschern mehrfach dargestellt wurde. Schon Leydig hat auf die Variabilität der Gestalt des Parietalauges innerhalb der Gattungen und selbst der Arten hingewiesen[2]).

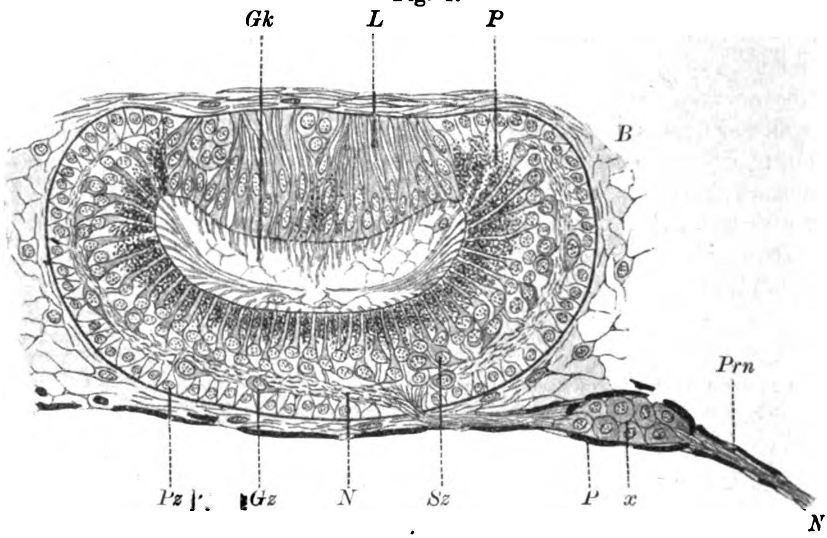
Die Augen der von mir untersuchten Anguisindividuen waren alle gleichgestaltet. (Fig. 1.) Die Form der Augen von *L. agilis* war dagegen ziemlich verschieden. Ich habe zwölf Augen in Schnitte zerlegt; davon hatten neun die auf Fig. 2 abgebildete Form; zwei dagegen besaßen eine sackartige Ausstülpung der Retina (Fig. 3), ungefähr so, wie sie am Pinealorgan von *Petromyzon* gewöhnlich vorkommt; ein Auge wich insofern von dem gewöhnlichen Typus ab, als seine Linse, wie bei *A. fragilis*, stark bikonvex erschien (Fig. 4).

Der **Nerv** tritt, wie es auf den Figuren 1 und 2 ersichtlich

1) Ehrlich-Weigert. Enzyklopädie der mikroskop. Technik. Bd. 1, p. 43.

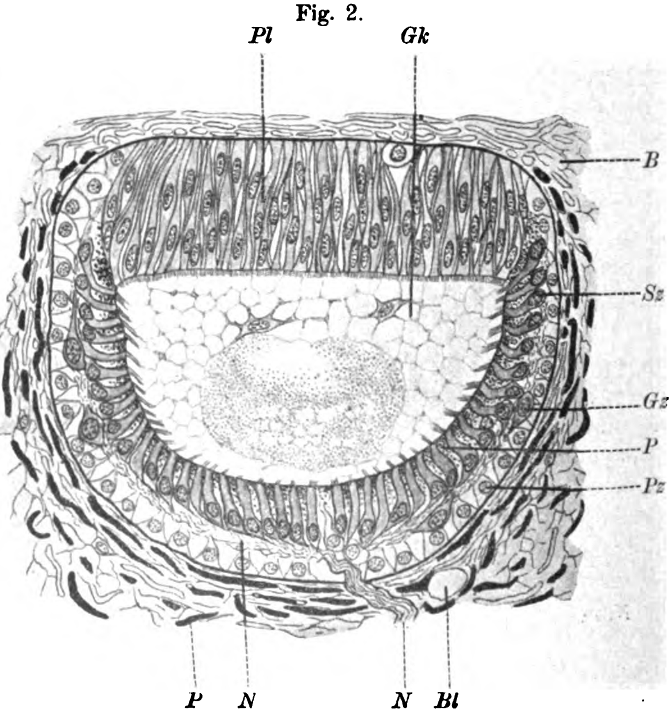
2) F. Leydig. Das Parietalorgan der Amphibien und Reptilien. Abhandl. Senckenberg. nat. Gesellsch. 1890, p. 517.

Fig. 1.



Sagittalschnitt durch das Parietalauge von *A. fragilis*. Vergr. etwa 250. *L* = Linse (Pellucida), *Gk* = Glaskörper, *Sz* = Sehzellen, *Gz* = Ganglienzellen, *Pz* = Pigmentzellen, *P* = Pigment, *N* = Nerv, *Prn* = Perineurium, *B* = Bindegewebe, *x* = Gruppe der, den Parietalnerv umgebenden, Bindegewebszellen.

Fig. 2.



Sagittalschnitt durch das Parietalauge von *L. agilis*. Vergr. etwa 250. *Pl* = Pellucida, *Bl* = Blutgefäß. Die übrigen Buchstabenzeichnungen wie auf Fig. 1.

ist, nicht genau in der Mitte der Retina in das Auge. Bei *A. fragilis* ist die Zutrittsstelle sogar ziemlich weit nach hinten verschoben.

Schon Spencer[1]) hat den Nervenzutritt an den Parietalaugen verschiedener Saurier beobachtet, doch hat sich seine Angabe über den Ursprung dieses Parietalnervenstranges vom distalen Ende der Epiphyse als unrichtig erwiesen. Den ganzen Verlauf des Nerven haben zuerst Strahl und Martin bei Embryonen von *L. vivipara* und *A. fragilis* verfolgt. Der Nerv verbindet hier nämlich „das Parietalauge mit dem Dach des Zentralnervenrohres vor der Wurzel

Fig. 3.

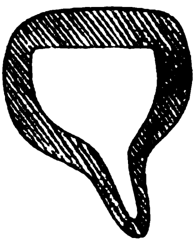


Fig. 4.

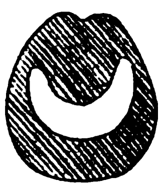


Fig. 5.

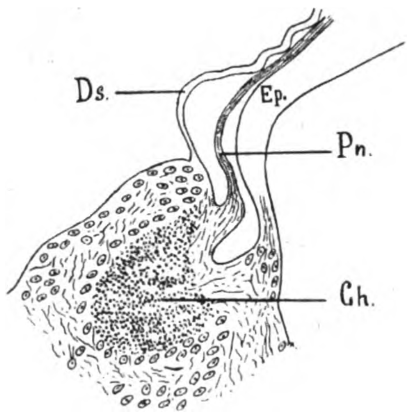


Fig. 3 u. 4. Sagittalschnitte durch die zwei Parietalaugen von *L. agilis*. Vergr. etwa 55.

Fig. 5. Sagittalschnitt durch den Gehirnteil der *L. agilis*, von welchem der Parietalnerv entspringt. Vergr. etwa 75. *Ch* = Commissura habenularis, *Pn* = Parietalnerv, *Ep* = Epiphyse, *Ds* = Hintere Wand des Dorsalsackes.

der Epiphyse"[2]). In späterer Zeit sind über diesen Punkt Kontroversen zwischen Leydig und anderen Forschern entstanden. Leydig (90) wollte nämlich anfänglich die Bedeutung des Parietalorgans als eines Sinneswerkzeugs überhaupt nicht anerkennen und erklärte den betreffenden Strang als ein Blut- oder Lymphgefäß. Mehrere andere Beobachter dagegen, wie z. B. Béraneck[3]),

1) W. B. Spencer. On the Presence and Structure of the Pineal Eye in *Lacertilia*. Quart. Jour. Microsc. Science. V. 27, 1886.

2) H. Strahl und E. Martin. Die Entwickelung des Parietalauges bei *A. fragilis* und *L. vivipara*. Archiv f. Anat. und Physiol. Anat. Abt. Jahrg. 1888, p. 160.

3) E. Béraneck. Sur le nerf pariétal et la morphologie du troisième oeil des vertébrés. Anat. Anz. Jahrg. 7, 1892.

Klinckowström[1]), Studnička[2]), sammelten neue Beweise für die Richtigkeit der Strahl-Martin'schen Auffassung. Dabei wurde festgestellt, dass der Parietalnerv seinen Ursprung aus dem Ganglion habenulae oder der Commissura habenularis nimmt. Endlich gelangte auch Leydig im Jahre 1896 durch wiederholte Untersuchungen zur Überzeugung, „dass in einem Stadium des Embryo ein Nerv vorhanden ist, welcher aber bald der Rückbildung anheimfällt und bindegewebig wird“ [3]). Demnach wurde also das Vorhandensein des Parietalnerven bei jüngeren Sauriern allgemein zugegeben. In Oppel's Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere (1905), vermutete Studnička, dass in einigen Fällen der Parietalnerv sogar bis in spätere Lebenszeiten erhalten bleibt.

Bei meinen Studien der erwachsenen Exemplare von *L. agilis* und *A. fragilis* habe ich nun die feste Überzeugung erlangt, dass der Parietalnerv bei diesen Sauriern lebenslang persistiert. Für solche Untersuchungen sind die, nach Mallory gefärbten, Präparate besonders geeignet. In diesen sind nämlich alle bindegewebigen Fasern stark blau, die Nerven dagegen mehr violett gefärbt, was die Unterscheidung dieser Elemente wesentlich erleichtert.

Die Fig. 5 (S. 367) stellt einen Sagittalschnitt durch die dorsale Gehirnpartie der *L. agilis*, von welcher die hintere Wand des sogen. Dorsalsackes (Ds.) und der Epiphyse (Ep.) entspringen. An der Basis der genannten beiden Bildungen sieht man die quergeschnittenen Fasern der Commissura habenularis (Ch.). Aus dieser Commissur treten einige Nervenfasern hervor, welche in Form eines Stranges dorsalwärts ziehen und zwischen der Epiphyse und der kompliziert ausgebuchteten Dorsalsackwand verlaufen. Es ist höchst schwierig, den ganzen Nervenverlauf ununterbrochen bis zum Parietalauge an einer und derselben Schnittserie zu verfolgen, da wegen der verschiedenartigen Umbiegungen des Dorsalsackes auch der Nerv mehrere Windungen macht. Doch sieht man, dass der dünne Nervenstrang an der vorderen Wand der Epiphyse verläuft und endlich in das Parietalauge eintritt, wie ich es oben geschildert habe.

Dem auf Fig. 5 abgebildeten Verhalten entspricht auch der Ursprung des Parietalnerven bei *A. fragilis*.

Folgende Beweise sprechen dafür, dass der beschriebene Strang nervöser Natur ist und nicht bloß ein bindegewebiges Perineurium, wie es Leydig (96), Klinckowström (94) und einige andere

---

1) A. Klinckowström. Le premier développement de l'oeil pariétal, l'épiphyse et de nerf pariétal chez *Iguana tuberculata*. Anat. Anzeig. Jahrg. 8, 1893.

2) F. K. Studnička. Zur Morphologie der Parietalorgane der Kranioten. Referat von Vejdovský. Zool. Zentralbl. Jahrg. 1, 1893.

3) F. Leydig. Zur Kenntnis der Zirbel und Parietalorgane. Abhandl. der Senckenberg. nat. Gesellsch. 1896, p. 254.

Autoren behaupten. Erstens nehmen die, im Strange verlaufenden Fasern ihren Ursprung aus der Commissura habenularis. Zweitens ist es oft leicht im Strange nervöse Fasern, in der Mitte einer kernhaltigen Bindegewebshülle liegend, zu unterscheiden. Besonders deutlich ist diese Färbungs- und Strukturdifferenz bei *A. fragilis* an der Stelle zwischen dem Auge und dem Epiphysenende, wo der Strang frei im lockeren Bindegewebe verläuft. In der Nähe des Auges besteht das Perineurium aus Chromatophoren, so dass hier die Nervenfasern (Fig. 1, N) in einer Pigmenthülle (Prn) liegen.

Auf einem Sagittalschnitt durch das Auge von *A. fragilis* (Fig. 1) habe ich im Verlaufe des Parietalnerven eine Zellenanhäufung bemerkt (x), die ich zuerst für ein Ganglion des Parietalauges zu halten geneigt war. Nach wiederholten Untersuchungen anderer Präparate bin ich jedoch mehr zur Vermutung gekommen, dass diese Gruppe aus Bindegewebszellen besteht, also als ein Produkt der Wucherung des Perineuriums aufzufassen sei. Ähnliche, doch vom Nervenstrange vollständig unabhängige Zellenanhäufungen trifft man oft in der Nähe des Parietalauges.

Bevor ich zur Besprechung der Ausbreitung der Nervenfasern in der **Retina** übergehe, will ich den Bau der letzteren beschreiben. Die älteren Autoren glaubten eine gewisse Ähnlichkeit zwischen ihr und der Retina der paarigen Augen der Wirbeltiere zu bemerken. In beiden unterscheidet man abwechselnde körnige und granulierte oder molekuläre Schichten.

Studnička (05) gibt an, dass die Retina des Parietalauges folgendermaßen gebaut ist. Zu innerst, den Hohlraum der Augenblase begrenzend, liegt eine Schicht von langen zylindrischen „Stäbchen“. Die darauf folgende zweite Schicht besteht aus runden Zellen mit großen Kernen; weiter nach außen liegt die, aus Nervenfasern bestehende sogen. molekuläre Schicht, und schließlich kommt noch eine Schicht von Zellen, welche der Membrana limitans externa anliegen.

Eine etwas mehr den wirklichen Verhältnissen entsprechende, obgleich auch wenig natürliche Einteilung der Retinaelemente finden wir in den Arbeiten von Strahl und Martin (88), sowie Hoffmann[1]). Der letztere Autor findet in dem Parietalauge von *Hatteria* und *Pseudopus Pallasii* nur drei Schichten: 1. zu innerst stäbchenförmige Zylinderzellen, 2. große runde, „in einer feinkörnigen Grundsubstanz“ eingebettete Kerne und 3. außen kegelförmige oder birnförmige Zellen mit Fortsätzen, welche mit den Zellen der ersten Schicht in Verbindung treten.

Einen Zusammenhang zwischen verschiedenen Retinaelementen

1) Bronn's Klassen und Ordnungen, Bd. 6 III, Peptilien, p. 1895, 6.

gibt auch Spencer an (86, p. 185), indem er bei *Varanus giganteus* „the curious nature of the retina“, beschreibt: „which has really the form of a cellular network; the cells being in connection with one another by branched processes.“ Nach Leydig (96, p. 262) besteht die Retina von *Iguana*, *Lacerta* und *Anguis* aus Pallisadenzellen und plasmaarmen Zellen, welche beide miteinander „durch Ausläufer netzig zusammenhängen“. Dieses Ausläufernetz entspricht der molekulären Schicht anderer Autoren. (Schluss folgt.)

Ein Fall einer Viviparität beim Proteus anguineus.

Von Prof. Dr. Józef Nusbaum in Lemberg.

(Mit 1 Abbildung.)

Das Eierlegen von *Proteus angineus* wurde zuerst von J. E. Schulze[1]) im Jahre 1876 festgestellt. Dann wurde es von Fräulein Marie v. Chauvin[2]) bestätigt und in vielen wichtigen Einzelheiten vollständiger beschrieben. Nach diesen Untersuchungen glaubte man allgemein, dass der Grottenolm ausschließlich eierlegend ist und dass das bisherige Geheimnis der Vermehrungsart dieses in so vielen Hinsichten außerordentlich interessanten Tieres völlig aufgeklärt worden ist.

Im Jahre 1877 erschien eine kleine Notiz von R. Wiedersheim[3]), in der er folgendes mitteilt: „Nach den den Schulze'schen Untersuchungen zugrunde liegenden Anhaltspunkten konnte auch nicht mehr der leiseste Zweifel darüber (d. h. über die Oviparität des Grottenolmes) existieren und ich selbst, der ich bis heute keine eigenen Erfahrungen darüber zu sammeln Gelegenheit hatte, nahm die Sache als feststehend an. Die Wichtigkeit der Fortpflanzung des uns in seiner Entwickelung noch völlig dunklen Ichtyoden veranlasst mich jedoch auf einen, wie es scheint, im Laufe der Jahre ganz in Vergessenheit geratenen Aufsatz von Michahelles aufmerksam zu machen. Derselbe wurde in der „Isis“ 1831 veröffentlicht und verdient, ganz abgesehen von seinem wissenschaftlichen Wert, schon seiner originellen Fassung wegen unser Interesse. Nachdem sich der Verfasser über die Fundorte, die Lebensbedingungen, die Farbe und den Fang des Tieres ausführlich verbreitet hat, teilt er über den Gebärakt desselben ein förmliches Protokoll mit, auf welches ich hier aufmerksam zu machen mir erlauben wollte.“

Im Jahre 1888 beschrieb E. Zeller[4]) die junge Larve von *Proteus* näher; er hat angegeben, dass bei dieser Larve die vor-

1) Zeitschr. f. Wiss. Zool. Bd. XXVI.
2) Zeitschr. f. Wiss. Zool. Bd. XXXVIII.
3) Morphol. Jahrb. 1877.
4) Zool. Anz. 1888.

deren Extremitäten eine längere Zeit hindurch nur mit 2 Zehen versehen sind, und dass erst später, wenn dieselben verhältnismäßig schon sehr gut entwickelt sind, die Anlage der dritten Zehe zum Vorschein kommt. Ich hebe hier diese Beobachtung von Zeller hervor, da sie auch im Lichte meiner betreffenden Beobachtungen interessant ist.

In einer größeren Arbeit vom Jahre 1889 hat Zeller[1]) viele neue Tatsachen in betreff der Fortpflanzung der Grottenolmes und über seine Larve mitgeteilt. Auch er konstatiert die Oviparität des Grottenolmes, erinnert aber ebenfalls an die alten Beobachtungen von Michahelles[2]), über welche Wiedersheim die oben erwähnte Notiz veröffentlicht hat.

Ich führe hier wörtlich die betreffenden Bemerkungen Zeller's an: „Ganz sicher ist jetzt, dass die Fortpflanzung des *Proteus* durch Eierlegen geschieht, und es würde an sich wohl niemanden in den Sinn kommen, die Frage aufzuwerfen, ob nicht möglicherweise daneben auch noch ein Lebendiggebären vorkommen könne, wenn nicht das merkwürdige von Michahelles veröffentlichte und von Wiedersheim wieder in Erinnerung gebrachte „Stratil'sche Protokoll" vom 26. Juni 1825 wäre, in welchem der Grundbesitzer und Gemeindedichter J. Geck von Verch bezeugt in Gemeinschaft mit verschiedenen Angehörigen seiner Familie und mehreren Nachbarleuten am 17. Juni desselben Jahres dem Geburtsakt eines *Proteus* beigewohnt zu haben und wenn nicht die Aussagen der Zeugen nach Inhalt und Fassung viel zu sehr den Eindruck der Glaubenswürdigkeit machen würde, als dass man sie etwa kurzerhand für erfunden oder einer Beachtung überhaupt nicht wert erklären dürfte. Sie können nach meiner Meinung auch kaum verlieren durch einige Unrichtigkeiten, welche sie zweifellos enthalten, in welchen man aber nicht wohl etwas anderes als die naiven Deutungen und Ausschmückungen einer eben ganz laienhaften Beobachtung und Auffassung wird erblicken können . . ."

„In der Beschreibung, welche Geck von den jungen Tieren gibt, erscheinen mir besonders beachtenswert die Angaben, dass jene ganz der Mutter ähnlich gewesen seien und dass sich an der Stelle der Augen zwei schwarze Punkte in Gestalt eines Mohnkorns sehr deutlich bemerken ließen, wo doch die Augen der Mutter verwachsen und nicht bemerkbar sind und als freie Augen sich fanden. Beides stimmt ja gut mit dem, wie ich es an meinen *Proteus*-Larven gesehen habe.

Die bedeutende Größe der Tiere von 1,5 Zoll, welche Geck angibt, dürfte keinen zu schwer wiegenden Einwand begründen, da

1) Jahresberichte des Vereins für vaterländ. Naturkunde in Württemberg. Stuttgart 1889.

2) Isis 1831.

die betreffenden Angaben offenbar nur auf einer Schätzung beruhen und andererseits auch denkbar wäre, dass innerhalb des mütterlichen Körpers die Larven ein bedeutenderes Wachstum und eine weitergehende Entwickelung erreichen könnten.

Immerhin wird aber, wenn die Möglichkeit eines Lebendiggebärens nicht von der Hand gewiesen werden kann, dies nur als Ausnahme anzusehen sein, da es sonst kaum zu erklären sein würde, dass unter der großen Menge von Tieren, welche im Laufe der Jahre schon zur Untersuchung gekommen sind, niemals ein mit Jungen trächtiges Weibchen aufgefunden worden ist.“

In der mir zugänglichen Literatur habe ich nirgends mehr Angaben über die Viviparität des Grottenolmes gefunden. Bisher steht also der von Michahelles noch im Jahre 1825 beschriebene Fall einzig und allein ganz abgesondert.

Desto interessanter scheint mir der von mir beobachtete Fall, den ich zwar schon im Jahre 1904 beobachtet habe, aber erst jetzt der Öffentlichkeit übergebe[1]). Der Fall ist von allgemein biologischem Standpunkte noch viel interessanter, als der von Michahelles beschriebene und zwar erstens deshalb, weil ich die Ausbildung eines neuen Organismus und ein Wachstum desselben im Leibe einer Mutter beobachtete, die seit mehr als 13 Monaten keine Nahrung aufgenommen hat, was auf eine ungewöhnlich große Lebenszähigkeit derselben hinweist, zweitens ist es merkwürdig, dass das Junge ohne jegliche Anpassung der Geschlechtsausführungsgänge der Mutter an die Ernährungsfunktion der Frucht eine verhältnismäßig sehr bedeutende Größe erreicht hat.

In den ersten Tagen des Septembers 1903 habe ich bei dem Grottenolmhändler Wilhar in Grossotock bei Adelsberg 5 lebendige, kräftige Exemplare von *Proteus anguineus* ausgewählt und ließ mir dieselben nach Lemberg senden. Die Tiere waren schon seit einigen Wochen bei dem Händler in Gefangenschaft. Als ich dieselben erhalten habe (in der ersten Hälfte des September), habe ich sie in ein rundes Glasaquarium mit reinem Wasser (von einer Wasserleitung) eingesetzt, wobei das Wasser einmal oder zweimal wöchentlich gewechselt wurde. Das Aquarium wurde in dem Arbeitszimmer meines Laboratoriums auf dem Fenster gestellt und war gut beleuchtet. Die Tiere waren für anatomisch-histologische Zwecke bestimmt, es lag mir deshalb nicht daran, sie zu ernähren, da sie kräftig genug waren und da ich aus eigener Erfahrung wusste, dass die Grottenolme eine längere Zeit ohne Nahrung gedeihen können.

1) Im Jahre 1905 und 1906 habe ich gleichfalls lebendige Grottenolme gezüchtet und zwar unter gleichen Bedingungen. Ich hoffte, noch einmal eine Viviparität bei diesen Tieren konstatieren zu können und deshalb enthielt ich mich der Publikation dieser Beobachtung. Meine Erwartungen waren aber fruchtlos, weshalb ich mich jetzt entschloss, den beobachteten Fall zu veröffentlichen.

Nach 2 Monaten wurden 2 Exemplare getötet und seziert, wobei es sich erwies, dass eins derselben ein Männchen war. Da die übrig gebliebenen 3 Tiere das fein gehackte Fleisch nicht essen wollten (sie haben überhaupt während der ganzen Zeit der Gefangenschaft keine Nahrung aufgenommen) und da die früh aufgetretene Winterkälte keine Vorräte von kleinen Cladoceren oder Limicolen im Laboratorium zu machen ermöglichten, so blieben sie überhaupt ohne jede Nahrung in reinem Wasser bis zur Hälfte Oktober des Jahres 1904. Sie wurden etwas mager, aber immer munter und energisch in ihren Bewegungen und, da sie einer guten Beleuchtung ausgesetzt waren, erhielten sie eine ganz dunkle, bräunlich-schwärzliche Farbe der Körperdecke. Nach Verlauf von einigen Monaten, seitdem sie im Aquarium lebten, bemerkte ich, dass eins von den drei noch übrig gebliebenen Exemplaren etwas dicker erschien und etwas träger war als die zwei anderen.

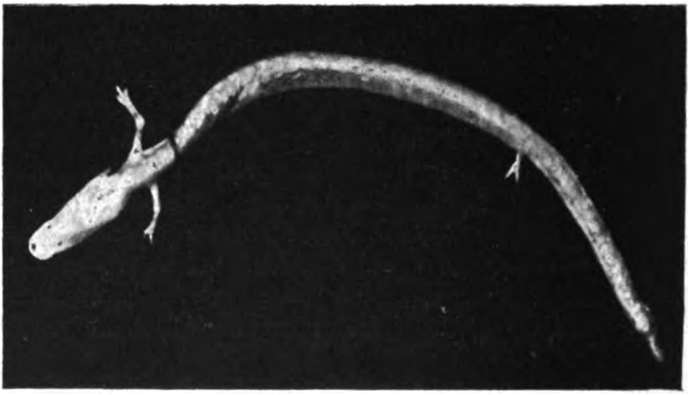
Am 12. Oktober 1904, also nach einem Verlaufe von ungefähr 13 Monaten der Gefangenschaft der Grottenolme, als ich, wie gewöhnlich, am Morgen früh gegen 8 Uhr in das Laboratorium kam, wo in meinem Arbeitszimmer das Aquarium mit den Grottenolmen sich befand, bemerkte ich zu meiner größten Überraschung, dass neben den 3 Exemplaren noch ein viertes, junges, äußerst mageres und ganz helles (während die alten, wie bemerkt, schon eine bräunlich-schwarze Farbe angenommen haben), sehr schwach sich bewegendes Exemplar vorhanden war, welches also ohne jeden Zweifel während der Nacht oder sehr früh morgens im lebendigen Zustande geboren wurde.

Das nach 2 Tagen getötete Weibchen, welches ich als die wahrscheinliche Mutter des neugeborenen Jungen angesehen habe, zeigte tatsächlich den linken Ovidukt unvergleichlich mehr entwickelt als gewöhnlich; der rechte war normal. Der linke zeigte einen viel größeren Durchmesser, war etwa sackförmig und dabei sehr dünnwandig, so dass sehr wahrscheinlich dieser Eileiter als Fruchtbehälter funktionierte. Außerdem war die äußere Öffnung der Kloake bei diesem Weibchen etwas breiter als gewöhnlich. Das Junge war äußerst schwach, es bewegte sich sehr träge und reagierte wenig auf mechanische Reize. Es lebte nur noch einige Stunden, denn gegen Mittag war es schon tot.

Das Tier zeigte folgende Eigentümlichkeiten. Erstens war es äußerst hell, so dass man durch die zarte Haut Eingeweide durchschimmern sah; es besaß 2 sehr gut bemerkbare Augen, als schwarze, kleine Punkte, was an die Angaben von Michahelles und von Zeller erinnert. Zweitens zeigte das Exemplar einige interessante Defekte in der Entwickelung der Extremitäten. Die vordere, rechte Extremität war ganz normal mit 3 Zehen versehen, die linke dagegen besaß nur 2 Zehen, ohne Spur einer dritten —

ein Defekt, welcher deshalb interessant ist, weil nach Zeller's Beobachtungen an den vorderen Füßen der *Proteus*-Larve eine längere Zeit hindurch nur 2 Zehen entwickelt sind und erst später die dritte zum Vorschein kommt. Deshalb muss man dies als eine Art einseitiger Entwickelungshemmung betrachten.

Auch an den hinteren Extremitäten war eine Entwickelungshemmung zu beobachten, und zwar war es hier überhaupt nur ein einziger Fuß, namentlich der linke entwickelt mit der normalen Zahl von Zehen (2); der rechte Fuß war vollkommen unentwickelt. Diese einseitigen Entwickelungshemmungen oder Defekte waren wahrscheinlich eine Folge des unnatürlichen Druckes, welchen die Wand des sonst sehr engen und erblich zur Rolle eines Fruchtbehälters nicht angepassten Oviductus auf den Körper



Ein in lebendigem Zustande geborener, junger Grottenolm (ungefähr natürliche Größe). Photogr. Aufnahme.

des wachsenden Jungen ausübte. Das von mir beobachtete Exemplar war viel größer und älter als die von Geck und Michahelles beschriebenen Neugeborenen. Denn diese letzteren waren nur 1,5 Zoll lang, das meinige aber 12,6 cm; also fast viermal so groß.

Vom biologischen Standpunkte ist es sehr interessant, dass das Tier so lange im Mutterorganismus gelebt hat und so ausgewachsen ist, trotzdem dass die Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane nicht zur Ernährungsfunktion des Fötus angepasst sind. Warum, kann man fragen, hat die Mutter die Eier nicht abgelegt und warum, wenn schon die Entwickelung im Eileiter begonnen ist, wie es z. B. bei *Salamandra* regelmäßig geschieht, wurde die Larve nicht im viel früheren Entwickelungszustande geboren, sondern verblieb sie so lange[1]) in den Ausführungsgängen?

1) Die Kiemen des Neugeborenen waren ganz normal entwickelt.

Ich meine, dass die Ursache der merkwürdigen Erscheinungen in den ungünstigen äußeren Bedingungen und gewissermaßen in einer Selbstregulation zu suchen ist. Der mütterliche Organismus war mehr als 1 Jahr in Gefangenschaft und ernährte sich gar nicht; er verblieb immer im reinen Wasserleitungswasser, wo kaum etwas zur Ernährung des Tieres vorhanden war. Ich bin der Ansicht, dass in unserem Falle ganz ähnlich, wie es bei dem viviparen Alpensalamander stattfindet, das junge Tier sich aktiv auf Kosten der reifen Eier ernährt hat, welche in den Eileiter eingetreten und hier zugrunde gegangen sind. Die ungünstigen Bedingungen, und zwar die Wirkung des hellen Lichtes, das Fehlen von entsprechenden Höhlungen und eines natürlichen Bodens, der vollkommene Mangel an Nahrung und vielleicht auch anormale Temperaturverhältnisse, alle diese Bedingungen haben sehr wahrscheinlich verursacht, dass das betreffende Weibchen die befruchteten Eier, die in den Eileiter eingetreten sind, nach außen nicht ablegte. Nur ein Ei, und zwar wahrscheinlich das äußerste, gelangte zur Entwickelung, während die übrig gebliebenen Eier als Nahrung der Larve gedient haben. Hätte sich nicht in einem, sondern in den beiden Eileitern je ein junges Tier entwickelt, so wäre der Fall demjenigen ganz analog, welcher normal bei dem Alpensalamander (*Salamandra atra*) stattfindet. Der Alpensalamander bringt bekanntlich bloß 2 Junge zur Welt, welche bereits vollständig dem erwachsenen Tiere gleichen und sofort nach der Geburt deren Lebensweise auf dem Lande zu führen beginnen. In beiden Eileitern kommt hier nämlich nur das äußerste Ei zur Entwickelung, während die übrigen Eier zu einer Masse zusammenfließen, die dem sich entwickelnden Jungen zur Nahrung dient. Schreiber (*Herpetologia Europaea*, 1875), Fr. Werner (Die Reptilien und Amphibien Österreich-Ungarns, 1897) u. a. erklären bekanntlich diese merkwürdige Entwickelungsweise damit, dass *Salamandra atra* in der Regel an Orten lebt, wo sich keine permanente Wassersammlungen befinden, in welche die kiementragenden Larven abgelegt werden könnten. Auch der so ausnahmsweise und so selten vorkommende Fall der Viviparität des Grottenolmes, welchen ich oben beschrieben habe, soll meiner Meinung nach der Wirkung besonderer äußeren Lebensbedingungen zugeschrieben werden, welche den normalen Vermehrungsmodus beim *Proteus* in so sonderbarer Weise verändern können.

Der gegenwärtige Stand der Frage nach der Eiweifsverdauung bei niederen Tieren.

Von Hermann Jordan, Privatdozent für Zoologie, Zürich.

Die ersten Anfänge der vergleichenden Physiologie lassen sich im ganzen durch folgende Fragestellung charakterisieren: „wie ver-

halten sich die Funktionen niederer Tiere zu ihren Analogen beim Menschen?"

Beim Menschen kannte man zwei Fermente, dazu berufen, die stickstoffhaltige Nahrung zur Hydrolyse zu bringen: Pepsin und Trypsin. Man unterschied sie im wesentlichen nach der Reaktion, bei der sie imstande sind, ihre Aufgabe zu lösen.

Als man nun begann, die Verdauung bei niederen Tieren zu erforschen, war in erster Linie Lackmus das Mittel, mit dem man die als solche erkannten Proteasen prüfte: War die Reaktion sauer, so sprach man von einem „peptischen", war sie alkalisch, von einem „tryptischen" Ferment. Im ersten Falle also analogisierte man den darzustellenden Vorgang mit unserer Magenverdauung, im letzten Falle diente die pankreatische Verdauung im Darme der Vergleichung. Oftmals ging man nicht einmal so weit, die Reaktion des Saftes während der Verdauung festzustellen, sondern man verfütterte beispielsweise Lackmuspulver an Protozoen, und gab die Art des Fermentes an, nach der Reaktion, welche die Körner unmittelbar nach der Ingestion indizierten. So erhielt man ein Bild, das weder an Buntheit noch an Unklarheit etwas zu wünschen übrig ließ.

Vornehmlich Krukenberg fand nicht nur bei nahverwandten Tieren bald „peptische" bald „tryptische" Fermente, sondern es enthielt der Saft gewisser Arten nach Angaben dieses Autors beide Fermente zugleich. Dies bezieht sich vornehmlich auf Crustaceen[1]).

Der Saft, den man aus dem Magen von *Astacus fluviatilis* ausheben kann, reagiert sauer auf Lackmus. Trotzdem glaubte Hoppe-Seyler die in ihm enthaltene Protease nicht mit dem Pepsin der Wirbeltiere vergleichen zu dürfen[2]). Dieser Forscher fand nämlich, dass schon durch geringen Salzsäurezusatz zum Safte, die sonst sehr energische Proteolyse hintangehalten werde. Diesen Angaben trat Krukenberg entgegen.

Die negativen Resultate Hoppe-Seyler's seien darauf zurückzuführen, dass durch Säurezusatz die eiweißartigen Körper ausgefällt würden, die der Saft reichlich enthält, diese aber rissen das Ferment mit zu Boden.

Krukenberg extrahierte die Mitteldarmdrüse („Leber") von *Astacus* mit verschiedenen verdünnten Säuren und erhielt einen Extrakt, der — vorausgesetzt, dass man ihm die saure Reaktion beließ, rohes Fibrin löste, gekochtes jedoch nicht.

---

1) C. F. W. Krukenberg. 1878. Vergleichend-physiologische Beiträge zur Kenntnis der Verdauungsvorgänge. Unters. physiol. Inst. Heidelberg, Bd. 2 p. 1—45. — Zur Verdauung bei den Krebsen, ibid. Bd. 1, p. 331; Bd. 2, p. 261—289.

2) F. Hoppe-Seyler. 1876. Über Unterschiede im chemischen Bau und in der Verdauung höherer und niederer Tiere. Arch. ges. Physiol. Bd. 14, p. 395—400.

Während also bei *Eriphia* und *Squilla* sich lediglich ein „tryptisches", bei *Homarus* sich ein „peptisches" Ferment vorfinden sollte (Homaropepsin), enthielt nach Krukenberg der Saft von *Astacus* nebeneinander zwei Fermente, die sich (teilweise) gegenseitig paralysieren würden. Dieses Paradoxon, dem Autor als solches wohl bekannt, veranlasste ihn keineswegs seine Angaben einer Revision zu unterziehen; im Gegenteil, er bezeichnete es als eines der wichtigsten Ergebnisse seiner (zitierten) Untersuchungen, dass eins der beiden Enzyme für den Verdauungsakt fast vollständig nutzlos sei.

Während, wie wir gleich sehen werden, in neuerer Zeit die Forscher bezüglich der Evertebratenproteolyse zu ganz anderen Resultaten kommen, finden wir durch Metalnikoff ähnliche, wenn auch nicht gerade paradoxe Ansichten vertreten[1]).

Dieser Autor, die Untersuchungen von Engelmann und anderen nachprüfend, füttert *Paramaecien* mit Alizarin und Kongorot, und beobachtet die Tiere hierauf im hängenden Tropfen. Nicht alle, aber die meisten Vakuolen indizieren nach Ingestion der Farbstoffe Anwesenheit freier Säure. Schon etwa 20 Minuten nach der Fütterung ist jedoch diese Reaktion in allen Vakuolen geschwunden, an ihre Stelle tritt Alkalinität.

Die Veranlassung, um derentwillen ich diese Arbeit vor Publikationen zitiere, die schon früher zu durchaus analogen Resultaten kamen, sind die Schlüsse, die ihr Verfasser glaubt ziehen zu dürfen. Metalnikoff, sich auf die Behauptung stützend, als genüge zum Nachweis peptischer oder tryptischer Verdauung die Reaktion, sagt: Wie bei den Wirbeltieren, so haben wir auch bei *Paramaecium* eine zweiphasige Verdauung; nämlich eine peptische, gefolgt von einer tryptischen. Über die Frage, ob denn wirklich in der sauern Periode auch Eiweiß verdaut werde, habe ich keine Angaben finden können.

Wir wollen vorab uns klar zu machen versuchen, was denn eigentlich der Gegenstand unserer Diskussion ist. Wir haben beim Menschen im Grunde nur ein Ferment, welches das Eiweiß von Anbeginn beeinflussend, dieses so weit spaltet, als es notwendig zu sein scheint. D. h. also soweit, dass die Gruppen in ihre vornehmsten Bausteine, die Aminosäuren zerlegt werden. Dieses Hauptferment ist, das braucht nicht gesagt zu werden, das Trypsin.

Wie allgemein bekannt, wirkt Trypsin am energischsten bei schwach alkalischer Reaktion und ist gegen freie Säure empfindlich, nicht ohne bei ganz schwach saurer Reaktion geringe Proteolyse

1) S. Metalnikoff. 1903. Über die intrazelluläre Verdauung. Bull. Acad. Sc. St. Pétersbourg (5) T. 19, p. 187—193. (Meines Wissens ist das Heft erst kürzlich, 1906, der Öffentlichkeit übergeben worden.)

zu bewirken. Die zulässige Reaktionsbreite scheint bei analogen Enzymen verschiedener Tiere gewissen Schwankungen unterworfen zu sein.

Neben dem Trypsin besitzen die höheren Tiere, und zwar im Magen, ein Ferment, welches nicht nur gegen einen mäßigen Grad freier Säure unempfindlich ist, sondern einen solchen sogar verlangt. Dafür aber vermag es das Eiweißmolekül bei weitem nicht so tief zu spalten als Trypsin. Auch nach fortgesetzter Pepsinverdauung lassen sich, wenigstens unter den üblichen Versuchsbedingungen, weder Leucin noch Tyrosin oder Tryptophan nachweisen, kurz die drei Aminosäuren, nach denen man bei Untersuchung der Evertebraten auf Proteolyse, aus naheliegenden Gründen, meist gefahndet hat.

Aus dem Gesagten ergibt sich, dass wir die Frage doch etwas anders stellen sollten, als unter andern Krukenberg und Metalnikoff es getan haben. Wir werden uns nicht auf die Reaktionsprüfungen beschränken, sondern auch untersuchen müssen, welche Produkte die betreffende Verdauung liefert. Wir werden ferner bei der Reaktionsprüfung nicht nur die Reaktion auf Lackmus (Krukenberg), sondern auf Indikatoren hervorrufen, welche über die Frage freie Säure oder saures Salz Aufschluss geben (Metalnikoff tut das letztere ja auch).

Ich habe schon darauf hingewiesen, dass Hoppe-Seyler den sauer auf Lackmus reagierenden Krebssaft als „tryptisches" Ferment ansprach. Zu ähnlichen Resultaten kam 1902 Henri Mouton[1]). Dieser Autor untersuchte die Verdauung einer Amoebe. Vor allem stellte sich hier auch die schwach saure Reaktion der Ingestionsvakuolen heraus (Neutralrot). Extrahiert er jedoch aus den durch Zentrifugieren in genügender Menge isolierten Amoeben, in üblicher Weise den Saft, so zeigt das Produkt besondere Wirksamkeit eiweißartigen Stoffen gegenüber. Fibrin, welches auf 58° erhitzt wurde, wird energisch verdaut. Das Optimum hierfür liegt zwischen Neutralität für Phenolphtalein und Lackmus, und auch noch etwas über diesen Punkt nach der sauern Seite zu; jedoch muss Methylorange noch alkalische Reaktion indizieren. Außer durch diese an sich hinreichenden Angaben wurde durch den positiven Ausfall der Tryptophanreaktion die trypsinartige Natur des Ferments erwiesen.

Ich will nicht in übermäßige Wiederholungen verfallen, sondern vorderhand nur folgendes feststellen: Wo in exakter Weise Untersuchungen über die Proteasen niederer Tiere angestellt wurden, hat sich zeigen lassen, dass diese Fermente dem Trypsin der Wirbel-

1) Henri Mouton. 1902. Recherches sur la digestion chez les Amibes et sur leur diastase intracellulaire. Ann. Inst. Pasteur Ann. 16, p. 457—509.

tiere zu analogisieren seien. Alle diese Verdauungssäfte sind empfindlich gegen freie Säure und spalten das Eiweißmolekül, bis sich Aminosäuren nachweisen lassen. Während ich dergestalt auf eine Aufzählung aller jener Angaben verzichte, die obigen Satz beweisen, sei es meine Aufgabe auf die Arbeiten hier einzugehen, in denen die Existenz peptischer Fermente bei Wirbellosen behauptet wird.

Das „Helikopepsin" wurde von Biedermann und Moritz[1]) ins Fabelreich verwiesen. Helixsaft enthält normalerweise überhaupt keine Protease. Die Forscher ließen die Frage offen, wie dann Eiweiß verdaut werden könne, eine Frage, die P. Enriques[2]) löste: Die Zellen der Mitteldarmdrüse vermögen Pseudopodien auszusenden (Brüel)[3]) und die Eiweißpartikel (z. B. Chloroblasten grüner Blätter) zu phagozytieren. Das intrazelluläre Ferment aber ist nach den Untersuchungen von L. Fredericq[4]) (*Arion rufus*) ein „tryptisches" d. h. es ist bei Anwesenheit freier Säure unwirksam. Letztgenannter Autor findet diese Protease auch im Darmsaft, und steht mit dieser Behauptung nicht allein (Barfurth, Yung etc.).

Neuerdings greift Enriques (l. c. p. 374) die Resultate der Autoren, die im Darmsaft der Schnecken proteolytische Fermente finden, auf, um mit ihnen die Angaben von Biedermann und Moritz zu entwerten. Er sagt wörtlich: „Che l'estratto epatico abbia un' azione digerente sulle sostanze proteiche, fu già dimostrato da molti (Krukenberg, Barfurth ecc.). Perchè il contenuto dello stomaco no ha tale azione? Gli autori prendevano il contenuto gastrico degli animali digiuni, e con questo sperimentavano. Probabilmente il fegato secerne un enzima proteolitico, ma secondariamente, dopo che il cibo è già entrato nello stomaco, e cominciata la digestione degli idrati di carbonio." Enriques selbst glaubt bei *Aplysia* Protease in einer zweiten Periode der Verdauung erschließen zu müssen: „Mentrechè gli enzimi proteolitici sono necessarii per spiegare la formazione dei grani bruni in cui la clorofilla precipita in forma granulare e in cui si ha frammentazione e contrazione del protoplasma cellulare." Allzuviel wird man aus diesen Angaben über Eiweißverdauung im allgemeinen bei *Aplysia* nicht entnehmen können. Aber halten wir uns einmal an das Ob-

1) W. Biedermann und P. Moritz. 1899. Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung III. Über die Funktion der sog. Leber der Mollusken. Arch. ges. Physiol. Bd. 75, p. 1—86.

2) Paolo Enriques. 1901. Il fegato dei Molluschi e le sue funzioni. Mitt. zool. Stat. Neapel, Bd. 15, p. 281—407.

3) Ludwig Brüel. 1904. Über die Geschlechts- und Verdauungsorgane von *Caliphylla mediterranea Costa.* Habilitationsschr. Phil. Fak. Halle.

4) L. Fredericq. 1878. La digestion des matières albuminoides chez quelques invertébrés. Arch. Zool. expér. gén. T. 7, p. 391—400.

jekt von Biedermann und Moritz, Helix pomatia. Hier widersprechen sich die Angaben der Autoren, hier müssen wir uns Klarheit schaffen.

Wir werden selbstverständlich an der Angabe der Autoren, die bei Pulmonaten Proteasen finden, nicht zweifeln, wollen jedoch untersuchen, ob jener Proteolyse eine Bedeutung zukommt, angetan, wie Enriques dies glaubt, die Angaben von Biedermann und Moritz zu entwerten. Nach Fredericq (l. c.) verdaut der natürliche Saft von *Arion rufus* eine Fibrinflocke erst in 24 Stunden, also praktisch fast gar nicht! Viel wahrscheinlicher, als dass es sich hier um eine normale Proteolyse im Darm des Pulmonaten handelt, scheint die Annahme, als sei — vielleicht nur gelegentlich, zufällig — etwas von dem intrazellulären Ferment in den Darmraum gelangt. Dass dieser Übertritt mit mehr Wahrscheinlichkeit bei lebhafter Phagozytose stattfinden wird, als im Hunger, liegt auf der Hand.

Bei der Wichtigkeit des Problems habe ich versucht, obige Widersprüche experimentell zu lösen[1]).

Vorab habe ich die Versuche von Biedermann und Moritz am Hungertiere nachgemacht: Weder im Darmsaft noch im Extrakt der Mitteldarmdrüse, noch auch in einer Mischung von beiden konnte ich auch nur eine Spur proteolytischen Fermentes nachweisen, trotz monatelanger Dauer vieler Versuche, und Anwendung verschiedener Reaktionsgrade. Die Mischung von Extrakt und Saft hatte ich geprüft, weil ich an eine Aktivierung des Darmsaftes durch eine Art „Enterokinase" dachte. Enriques' Arbeit war noch nicht erschienen, es galt noch die von Biedermann und Moritz offengelassenen Fragen zu beantworten.

Neuerdings, in Anlehnung an die Ausführungen von Enriques, habe ich die Versuche an Exemplaren von *Helix* wiederholt, die reichlich gefüttert worden waren. Ich wählte Tiere, die vor 2—3 Wochen aus dem Winterschlaf erweckt worden waren. Gereicht wurden ihnen Kohlblätter, die sie — wie stets nach dem Winterschlaf — mit großer Gier aufnahmen. Alle Teile des verdauenden Kanals waren mit den Ingesten angefüllt. Der Darm wurde angeschnitten, der braune Saft tropfte ab, der dann in üblicher Weise mit Fibrin und Chloroform zur künstlichen Verdauung angesetzt wurde. Geprüft wurde der natürliche, der schwach alkalisierte (Soda) und der schwach angesäuerte (Salzsäure) Saft, bei Zimmertemperatur und bei etwa 35—40°. Die Gläschen blieben mit obigem Inhalte viele Tage lang stehen, ohne dass sich das Fibrin in irgendeiner Weise verändert hätte. Dabei waren die Saftproben gegen Stärke wie stets sehr wirksam. Auf Grund

1) Nachstehende Versuche werden nur an dieser Stelle mitgeteilt.

des Gesagten habe ich, so scheint mir, das Recht, folgendes zu behaupten: Helix sendet normalerweise weder im Hunger, noch in der Verdauung ein proteolytisches Enzym in seinen Darm. Wird gelegentlich ein solches gefunden (Fredericq etc.), so kann diesen geringen Mengen Fermentes praktische Bedeutung nicht zuerkannt werden: denn fände Proteolyse im Darm von Helix normalerweise statt, so müssten mindestens während der Verdauung reichliche Mengen Protease daselbst stets angetroffen werden. Es ist bedauerlich, dass Enriques, ohne die Verhältnisse bei *Helix* (nur auf diese kam es an) nachzuprüfen, sich auf Grund reiner Argumentation hat hinreissen lassen, den Stab über die Arbeit von Biedermann und Moritz zu brechen: „Ma bisogna riconoscere che queste loro ricerche hanno portato un contributo molto scarso alle nostre conoscenze in proposito, poco di nuovo aggiungendo a quello che già si sapeva“ (l. c. p. 388). Mir scheint im Gegenteil, als habe jene Arbeit unerwartete und wichtige Resultate erzielt, die gerade Enriques so trefflich gestützt und erweitert hat.

Nicht besser als dem „Helikopepsin“ erging es dem „Homaropepsin“, und gar dem unglücklichen Pepsin-Trypsingemisch Krukenberg's (l. c.), von dem wir zu Beginn dieser Ausführungen hörten. Wenn im saueren Extrakt der Mitteldarmdrüse von Dekapoden die rohe Fibrinflocke zerfiel, so mag das entweder an der Fibrinflocke, oder an der zu hohen Konzentration der Säure, trotz gegenteiliger Angabe, gelegen haben.

Ich habe im Jahre 1901 [1]) unter Biedermann's Leitung Krukenberg's Versuche häufig nachgemacht und vermochte nicht einmal rohes Fibrin zur Lösung zu bringen. Was aber würde nach unsern heutigen Kenntnissen die Lösung rohen (frischen) Fibrins beweisen? Wie nach obigem die Mitteldarmdrüse von *Astacus*, so verhielt sich auch in wenigen Versuchen diejenige von *Homarus*; weder Extrakt noch Sekret wirken bei Anwesenheit freier Säure.

Und nicht nur was die Reaktion anbetrifft, auch nach den gebildeten Endprodukten sind die Krustazeenproteasen zu den Trypsinartigen zu rechnen. Entgegen den Angaben Krukenberg's konnte ich (neben Tryptophan) Leucin und Tyrosin nachweisen.

Wenn nun in allen Fällen die wirbellosen Tiere „tryptische“ Fermente besitzen, welche Bedeutung kommt der sauern Reaktion vieler Säfte zu?

Vorab wollen wir nicht vergessen, dass wir in gar manchen Fällen gar nicht schlechthin von „saurer“ Reaktion reden sollten: Der Saft von *Astacus* (Hungertier) reagiert freilich sauer auf Lack-

1) Hermann Jordan. 1904. Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. IV. (der von Biedermann publizierten Serie). Die Verdauung und der Verdauungsapparat des Flusskrebses (*Astacus fluviatilis*). Arch. Ges. Physiol. Bd. 101, p. 263—310.

mus, allein alkalisch auf Tinctura coccinellae und rotes Lackmoid. Wahrscheinlich enthält der Saft neben saurem Salze (Mononatriumphosphat), freies Alkali. Ähnliches hatte Biedermann[1]) beim Mehlwurm gefunden.

Porta[2]) untersucht den Darmsaft bei einer Reihe verschiedener Insektengruppen und findet auch hier ein tryptisches Ferment bei saurer Reaktion des Saftes, die vorhandenen fetten Säuren zuzuschreiben ist. Letztere sind natürlich selbst Verdauungsprodukte.

Jene saure Reaktion auf Lackmus macht bei *Astacus* während der Verdauung deutlich alkalischer Reaktion auf den gleichen Indikator Platz; wohl durch Aufnahme alkalischer Spaltungsprodukte.

Auf der andern Seite finden sich jedoch in vielen Fällen und zwar ganz besonders bei intrazellulärer Verdauung, beträchtliche Grade freier Säuren. Ein solcher Befund veranlasste — wie wir uns erinnern — Metalnikoff zur Annahme sich folgender peptischer und tryptischer Verdauung in der Paramaecienvakuole. Dass Metalnikoff einen Beweis dieser Behauptung nicht erbracht hat, hörten wir schon. Ja es will mir scheinen, als hätte der russische Autor in der damals vorliegenden Literatur Gegenargumente gegen die dargetane Annahme finden können: Ich meine die Arbeiten von Mouton (l. c.), Greenwood, Greenwood und Saunders, sowie von Hemmeter.

Vorab hat Greenwood[3]) 1894 gezeigt, dass bei Infusorien von einem unmittelbaren Einsetzen der Verdauung, wie Metalnikoff es vorauszusetzen scheint, gar keine Rede ist: Die Vakuole wandert dem *Apex* der Carchesiumglocke zu und kommt in der Konkavität des Makronukleus eine Zeitlang zur Ruhe. Es tritt saure Reaktion der Vakuolenflüssigkeit auf, die noch lebende Nahrung stirbt ab. Erst nach dieser Erscheinung und nach dem Zusammenballen (Aggregation) der Nahrung setzt die Verdauung ein. Diese Angaben wurden für *Paramaecium* zuerst von Pütter[4]) bestätigt, später von Nierenstein. Diese erste Periode, in der also keine Verdauung stattfindet, kann recht lange dauern, so gibt Greenwood[5]) für eine Amöbe 20 Minuten an, also gerade die Zeit, die nach Metalnikoff die „peptische“ Periode währt.

1) W. Biedermann. 1898. Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. I. Die Verdauung der Larven von *Tenebrio molitor*. Arch. ges. Physiol. Bd. 72, p. 105—162.

2) Antonio Porta. 1903. La funzione pancreo-epatica negli Insetti. Anat. Anz. Bd. 24, p. 97—111.

3) M. Greenwood. 1894. On the Constitution and Mode of Formation of „Food Vacuoles“ in Infusoria, as Illustrated by the History of the Processes of Digestion in Carchesium polypinum. Phil. Trans. R. Soc. London, Vol. 135, p. 355—383.

4) Vgl. M. Verworn. 1903. Allgemeine Physiologie. Jena, Gustav Fischer, 4. Aufl., p. 164 f.

5) M. Greenwood. 1887. On the Digestive Process in some Rhizopods II. Journ. Physiol. London, Vol. 8, p. 263—287.

Schon 1886 hatte Greenwood[1]) bei Rhizopoden (im weiteren Sinne) eine doppelte Sekretion angenommen: eine saure zum Töten der Beute, und eine nicht saure zum Verdauen. 1894 wurde dieser Standpunkt in einer gemeinsam mit Saunder's veröffentlichten Arbeit noch schärfer vertreten; es wurde gezeigt, dass mit dem Einsetzen der Verdauung die saure Reaktion schwindet, um alkalischer Reaktion Platz zu machen[2]). Mouton (1902 l. c.) untersuchte eine Amöbe, die sich von Bakterien nährt. Er stellte eine Reinkultur der Amöbe mit B. coli her und fand, dass die Amöbe über zwei Einrichtungen verfügt, die Bazillen zu töten. Der Harn des Protozoon agglutiniert die Mikroben, die Säure (der Vakuole) tötet sie ab. Diese Einrichtung hat große Bedeutung, ist doch z. B. der Extrakt des Rhizopods nicht imstande, lebende Bakterien zu verdauen. Recht gut passt hierher die Angabe Hemmeter's[3]), dass in sterile Vakuolen von Myxomyzeten keinerlei Säure abgeschieden wird.

Neuerdings hat Nierenstein[4]) bei *Paramaecium* und *Colpidium* die letzten Zweifel, die bezüglich obiger Resultate hätten herrschen können, zerstreut. Solange in den Vakuolen saure Reaktion vorherrscht, findet Verdauung nicht statt. Die saure Reaktion aber ist freier Mineralsäure zuzuschreiben, die demnach wohl lediglich dem Abtöten der Beute (oder zufällig mit eingedrungener Mikroorganismen) dient. Die Verdauung selbst ist eine tryptische. Nach dem Gesagten dürfte es wohl nicht recht möglich sein, an der Annahme einer peptischen Verdauungsperiode mit Metalnikoff festzuhalten.

Ob der oben dargetanen sauren Reaktion auf Lackmus bei den höheren Evertebraten eine Bedeutung zukommt, lässt sich vorderhand gar nicht entscheiden. Es muss zweifelhaft erscheinen, ob jene sauren Salze in ihrer geringen Konzentration überhaupt nennenswert entwickelungshemmend auf Mikroorganismen wirken können: In vitro fault der Saft von *Astacus* sehr schnell und wird alkalisch, während er freilich beim Hungertier stets sauer und — dem Geruche nach zu schließen — im wesentlichen unzersetzt in dem sicherlich stets infizierten Magen angetroffen wird. Ob wir es also auch hier vorab mit einer wenigstens entwickelungshemmenden Periode bei der Verdauung zu tun haben, bleibe künftigen Untersuchungen zu entscheiden vorbehalten.

---

1) M. Greenwood. 1886. On the Digestive Process in some Rhizopods. Journ. Physiol. London, Vol. 7, p. 253—273.

2) M. Greenwood and Saunders. 1894. On the Role of Acid in Protozoan Digestion. Journ. Physiol. London, Vol. 16, p. 441—467.

3) Hemmeter. 1896. On the Role of Acid in the Digestion of Certain Rhizopods. Amer. Natural., Vol. 30, p. 619—625.

4) Edmund Nierenstein. 1905. Beiträge zur Ernährungsphysiologie der Protisten. Zeitschr. allg. Physiol. Bd. 5, p. 434—510.

Wollen wir das Gesagte auf die Wirbeltiere übertragen, so ergäbe sich, dass wir an sich hier ganz ähnliche Verhältnisse haben: Allein im Gegensatz zu den Wirbellosen geht die saure, antiseptische Periode dem Tiere nicht verloren. Eine Protease hat sich an die — an und für sich notwendige[1]) — freie Säure angepasst. Ja sie macht sich die Wirkung der Säure zunutze. Wir können also füglich das Pepsin, jene Erwerbung des obersten Tierkreises, auffassen als ein Mittel zur Ausnützung der antiseptischen Periode, die der eigentlichen (tryptischen) Verdauungsperiode vorangeht: Das ist einer der vielen „Entwickelungswerte", die diese Tierarten auszeichnen; ein „Entwickelungswert", der eine größere Assimilations- und damit Leistungsfähigkeit ermöglicht.

Erich Wasmann S. J. Die moderne Biologie und die Entwickelungstheorie.

Dritte, stark vermehrte Auflage. Gr. 8 XXX und 530 S. 54 Abbild. im Text und 7 Tafeln in Farbendruck und Autotypie. Freiburg. Herder'sche Verlagsbuchhandlung. 1906.

Wenngleich diese neue Auflage unseres geschätzten Mitarbeiters „dem Fortschritte der Forschung entsprechend sehr bedeutend verbessert und um mehr als 200 Seiten vermehrt" ist, können wir doch auf die Anzeige der ersten Auflage durch Herrn Emery (Centralbl. XXV, 159) verweisen, da sich die Sachlage durch jene Zusätze und Verbesserungen nicht verschoben hat. Vieles von dem zugefügten, insbesondere der Abschnitt über die Entwickelung der Sklaverei bei den Ameisen ist unseren Lesern ohnedies bekannt. Was aber die Streitfragen betrifft, welche den Herrn Vf. von der großen Mehrzahl der heutigen Naturforscher trennen, so liegen diese nach unserer Überzeugung außerhalb des Gebiets der Naturwissenschaft. Der Naturforscher mag das Bedürfnis fühlen, sich auch über sie eine Ansicht zu bilden. Da er aber dabei die Wege verlassen muss, welche er sonst bei naturwissenschaftlichen Erörterungen wandelt, so kann er freilich zu Überzeugungen gelangen, welche für ihn selbst den Wert von Wahrheiten haben, mag er zu diesen Überzeugungen auf Grund traditioneller, von ihm für unbedingt bindend gehaltener Lehren gekommen sein oder durch eigene Erwägungen. Diese „Wahrheiten" bleiben jedoch immer, für den Theisten wie für den Monisten, nur subjektiver Art und es wird ebensowenig möglich sein, darüber mit Andersdenkenden zu einer Verständigung zu gelangen, als sie mit „Beweisen" zu begründen oder zu widerlegen. R.

---

1) Es unterliegt ja wohl kaum einem Zweifel, dass pflanzliche Parasiten vor allem den Warmblütern weit gefährlicher sind, als den Wirbellosen.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der kgl. bayer. Hof- u. Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**
Professor der Botanik — Professor der Zoologie
in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal
Prof. der Physiologie in Erlangen.

**Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.**

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

XXVII. Bd. 15. Juni 1907. № 13.

Woodcock's zusammenfassender Hämoflagellatenbericht.

Von R. v. Lendenfeld (Prag).

H. M. Woodcock hat kürzlich eine Darstellung[1]) des gegenwärtigen Standes unserer Kenntnis von den Hämoflagellaten veröffentlicht, über welche im folgenden berichtet werden soll.

Bezüglich ihrer Verwandtschaftsverhältnisse (Systematik) meint Woodcock, dass sie zwei verschiedenen Stämmen angehören und dass die Ähnlichkeit derselben untereinander nicht als ein Anzeichen monophyletischer Deszendenz, sondern als eine Folge konvergenter Züchtung anzusehen sei. Bezüglich ihrer Lebensweise spricht er die Vermutung aus, dass auch in den Fällen, wo das nicht beobachtet worden ist, Teile ihres Lebenszyklus in jenen wirbellosen Tieren durchlaufen werden, durch welche die Infektion des Wirbeltiers erfolgt: Woodcock betrachtet die Hämoflagellaten im allgemeinen als Parasiten mit echtem Wirtwechsel, deren trophische Tätigkeit (Wachstum, Vermehrung durch Teilung) sich hauptsächlich im Vertebratenblute, deren Konjugation aber sich in einem wirbellosen Tiere abzuspielen pflegt.

---

1) H. M. Woodcock. The Haemoflagellates. A Review of Present Knowledge relating to the Trypanosomes and Allied Forms. In: Quart. Journn. micr. sci. v. 50, p. 151—231, 233—331, 65 fig. 1906.

Die Hämoflagellaten sind langgestreckt und haben stets eine vorne entspringende, nach rückwärts gerichtete, den größern Teil ihrer Länge mit dem Körper verwachsene Geißel, deren Ende rückwärts frei vortritt. Bei einigen wird noch eine zweite Geißel beobachtet. Diese entspringt ebenfalls am Vorderende des Körpers, ist aber durchaus frei. In dem Körper finden sich zwei Kerne, ein Tropho- und ein Kinetonukleus. Es werden verschiedene Vermehrungsarten angetroffen; die Längsteilung ist die häufigste.

Unter den wirbellosen Tieren kommen hauptsächlich die blutsaugenden Insekten und die Hirudineen als Hämoflagellatenwirte in Betracht; es sind aber auch in anderen Wirbellosen den echten Hämoflagellaten der genannten nahestehende Schmarotzer gefunden worden. Eine weit größere Verbreitung als unter den Wirbellosen haben sie bei den Wirbeltieren, wo sie zuweilen bei sehr vielen Individuen einer Art in großer Zahl vorkommen. Das *Trypanosoma lewesii* der Ratte hat eine ebenso kosmopolitische Verbreitung wie ihr vertebrater Wirt: soweit bekannt beherbergen überall 10 bis 30⁰/₀ aller Ratten diesen Schmarotzer; unter den Berliner Ratten sind sogar 41⁰/₀ damit behaftet gefunden worden.

Der chemischen Beschaffenheit der Körpersäfte (des Blutes) ihrer Wirte gegenüber sind die Hämoflagellaten recht empfindlich; sie können nur in solchen Wirten leben und gedeihen, deren Körpersäfte (Blut) eine ihrer eigenen Konstitution angemessene chemische und physikalische (Temperatur-) Beschaffenheit haben. Diese Beschaffenheit der Körpersäfte (des Blutes) ist aber bei den verschiedenen höheren, für die Hämoflagellaten als Wirte in Betracht kommenden Tiere verschieden. Aus diesen Gründen können die meisten Hämoflagellaten nur in einer geringen Zahl von (verwandten) Wirtartenpaaren oder gar nur in einem einzigen solchen Paare, dem Wirt und dem Zwischenwirt leben. Ja es geben zuweilen verschiedene Individuen derselben Art, sowie dasselbe Individuum in verschiedenen Altersstufen nicht gleich gut geeignete Nährböden für sie ab.

Für die an die Beschaffenheit ihrer eigenen Körpersäfte (ihres eigenen Blutes) angepassten Hämoflagellaten sind die (höheren) Tiere aufnahmsfähig (suszeptibel), allen anderen gegenüber sind sie, weil diese in ihnen nicht leben können, nicht aufnahmsfähig (immun). Die aufnahmsfähigen wieder können sich so an die Parasiten angepasst haben, dass ihre Lebensvorgänge durch das Vorhandensein des Schmarotzers keine wesentlichen Störungen erfahren; oder sie können sich erst in geringerem Masse, oder noch gar nicht an den Schmarotzer angepasst haben. Im ersten Falle sind sie gegen den Schmarotzer gleichgültig (tolerant) und werden durch ihn nicht krank gemacht; im zweiten Falle sind sie dem Schmarotzer gegenüber empfindlich (intolerant) und werden durch ihn krank gemacht.

Ceteris paribus wird der Grad (die Intensität) der durch den Schmarotzer in ihnen hervorgerufenen Krankheit im umgekehrten Verhältnisse zum Grade ihrer Anpassung an den Schmarotzer stehen.

Eine gewisse Toleranz des Wirtes für den Schmarotzer ist in den meisten Fällen für diesen von Nutzen. Es liegt daher die Annahme nahe, dass die betreffenden Schmarotzer selektiv die Eigenschaft erlangt haben, den Wirt gar nicht oder wenigstens nicht gleich schwer krank zu machen und zu töten. Dies gilt besonders für die Hämoflagellaten. Diese müssen nach Vollendung ihrer trophischen Periode den Wirt verlassen, sofern sie sich weiter entwickeln (fortpflanzen) sollen. Sie können den Wirt nur verlassen, wenn ein blutsaugender Parasit das Blut des Wirtes, worin sie sich befinden, aufnimmt. Da die blutsaugenden Parasiten nur das Blut lebender Wirbeltiere aufzunehmen pflegen, muss also der Wirt nach Vollendung des trophischen Zyklus des Hämoflagellatenparasiten noch am Leben sein. Würde die Infektion zu einem raschen Tode desselben führen, so wären auch die infizierenden Hämoflagellaten dem Tode verfallen.

In der Natur finden wir, wie Lankester auseinandergesetzt hat, dementsprechend im allgemeinen ein gewisses Gleichgewicht zwischen Wirt und Schmarotzer, welches als eine Toleranz des ersten gegenüber dem letzten in die Erscheinung tritt. Dieses Gleichgewicht wird in der Regel nur dann gestört, wenn entweder die Infektion besonders stark, oder der Wirt, dem dieselbe hervorrufenden Schmarotzer gegenüber besonders schwach (wenig widerstandfähig, intolerant) ist.

Diese Schmarotzer rufen daher in ihren natürlichen, d. h. in jenen Wirten, die an sie angepasst sind, keine schwereren Krankheiten, vielleicht überhaupt keine Krankheit hervor. Kommen sie aber mit anderen, fremden Tieren in Berührung, die hinsichtlich der Beschaffenheit der Körpersäfte ihren gewöhnlichen Wirten hinreichend ähnlich sind, um es ihnen zu ermöglichen darin zu leben, die aber nicht an sie angepasst sind und an die auch sie nicht angepasst sind, so rufen sie in denselben schwere, tödliche Krankheiten hervor. „Mit dem Marsch der Zivilisation ins Hinterland der Kolonien" gelangen, wie Woodcock sagt, Menschen und Haustiere in Gebiete, deren einheimische Wirbeltierfauna an die dortigen Hämatozoen angepasst und für sie tolerant ist. Sind diese Menschen und Haustiere den betreffenden Hämatozoen gegenüber suszeptibel (nicht immun), so werden sie von ihnen befallen, gewöhnlich krank gemacht und oft getötet. Es ist bekannt, dass in vielen Hinterländern, namentlich in den an großen einheimischen Säugern so reichen afrikanischen, die eingeführten Haustiere von den durch solche Hämatozoen verursachten Krankheiten in schrecklicher Weise heimgesucht werden.

Der große Schaden, der durch diese Schmarotzer verursacht

wird, hat Veranlassung zu genaueren Untersuchungen der von ihnen hervorgerufenen Krankheiten gegeben. Bei diesen Studien war jedoch das Augenmerk in der Regel bloß auf das nächstliegende, das pathologische Bild und die Ausfindigmachung etwaiger Mittel zur Heilung gerichtet. Man begnügte sich mit der Beschreibung der im erkrankten Wirbeltierwirte aufgefundenen Formen der Schmarotzer und ihrer Beziehungen zu dessen Organen: der außerhalb des Wirbeltierwirtes sich abspielende Teil des Entwickelungszyklus der Schmarotzer fand nicht die gebührende Beachtung. Wie Laveran und Mesnil betont haben, wehrt sich der befallene Organismus nach Kräften gegen die Schmarotzer und bringt durch die Erzeugung von Stoffen, welche für sie schädlich sind, viele von ihnen zum Absterben. Es darf auch nicht vergessen werden, dass die Haustiere, die in der Regel untersucht wurden, nicht normale Wirte dieser Parasiten sind, dass sich also der Schmarotzer in ihnen in abnormen Verhältnissen befindet, von denen a priori anzunehmen sein wird, dass sie ihn in ungünstiger Weise beeinflussen. Unter diesen Umständen wird man erwarten können, allerlei abnorme Veränderungen und Degenerationsbildungen bei den in den erkrankten Haustieren schmarotzenden Hämatozoen zu finden, und es kommen tatsächlich viele solche in diesen vor. Viele von diesen Degenerationserscheinungen sind irrtümlich als normale Veränderungen (Entwickelungsphasen) des Schmarotzers angesehen und beschrieben worden.

Bruce hat gezeigt, dass in jenen Teilen von Afrika, wo die Nagana vorkommt, die großen einheimischen Säuger an den diese Krankheit verursachenden Schmarotzer angepasst, ihm gegenüber tolerant sind, und ihn sehr häufig beherbergen. Diese Säuger bilden daher ein Reservoir, von dem aus — durch die Tsetsefliegen — immer neue Infektionen erfolgen, die suszeptiblen, eingeführten Haustiere immer wieder infiziert werden. Es sind zwar seither weitere Studien über diese Verhältnisse gemacht worden, es ist aber, aus den oben angeführten Gründen, die Erkenntnis des Lebenszyklus jenes Schmarotzers durch dieselben nicht wesentlich gefördert worden. Um eine richtige Vorstellung von der Lebensgeschichte eines solchen Parasiten zu gewinnen, ist es notwendig, denselben in seinem normalen, für ihn toleranteren Wirte zu studieren. Aus diesem Grunde haben die Untersuchungen Schaudinn's über die Hämoflagellaten der kleinen Eule, welche diesen Anforderungen entsprachen, viel mehr zur Förderung unserer Kenntnis von diesen Schmarotzern beigetragen, als alle jene Untersuchungen über Säugerhämoflagellaten in Afrika. Von besonderer Wichtigkeit war Schaudinn's Entdeckung, dass die Eulenhämoflagellaten in den Mücken, durch deren Stich sie in das Eulenblut gelangen, besondere Veränderungen durchmachen, dass diese Mücken nicht bloße Zuträger.

sondern im wahren Sinne des Wortes Wirte der betreffenden Parasiten sind, Wirte, in denen sich ein notwendiger Teil ihres Entwickelungszyklus, die geschlechtliche Fortpflanzung abspielt.

Auf diese allgemeiner gehaltene Einleitung folgen Abschnitte über die Art der Infektion, *Trypanomorpha noctuae*, die vergleichende Morphologie der Trypanosomen, die biologischen Verhältnisse, die Bewegung, Agglomeration und Degeneration, die Vermehrung, den Lebenszyklus, die Leishman-Donovan-Wright-Körper, die Abstammung und die Systematik, worin eine erschöpfende, kompilatorische Darstellung unserer Kenntnisse von diesen Schmarotzern gegeben wird. Am Schlusse finden sich ein Anhang über Spirochaete und eine Literaturliste. Es würde viel zu weit führen, hier auf alles in diesen Abschnitten Gesagte näher einzugehen, weshalb nur einiges davon herausgegriffen werden soll.

Die Körpergröße der Hämoflagellaten ist beträchtlichen Schwankungen unterworfen. Zu den kleinsten gehört die nur 21—23 μ lange und 1,5—2 μ breite *Trypanosoma gambiense* des Menschen, die größten sind die 40—60 μ lange und 8—30 μ breite *T. rotatorium* des Frosches und die bis 80 μ lang werdenden Fischschmarotzer *T. granulosum* und *T. rajae*. Auch die Gestalt ist recht verschieden. Die meisten Arten, namentlich jene der Säugetiere, sind langgestreckt, spindelförmig; aber es gibt auch viele plumpe, eiförmige. Hierzu ist noch zu bemerken, dass die zur Längsteilung sich anschickenden Stücke naturgemäß breiter als die eben aus einer solchen Teilung hervorgegangen sind. Verschiedenheiten der Gestalt dürfen keineswegs ohne weiters als Anzeichen eines Artunterschiedes angesehen werden, denn es ist sicher, dass einige Vogelhämoflagellaten recht polymorph sind und durchaus nicht unwahrscheinlich, dass manchen anderen, weniger gut bekannten, eine ähnliche Formenmannigfaltigkeit zukommt.

Das Vorderende des Körpers ist oft in eine schmale sensitive, schnabelähnliche Spitze ausgezogen. Das Hinterende ist, wie Laveran und Mesnil gezeigt haben, sehr plastisch. Es ist zugespitzt oder abgerundet und im ersten Falle zuweilen ziemlich lang ausgezogen. Die Angehörigen der Gattungen *Trypanoplasma* und *Trypanophis* tragen am Vorderende zwei Geißeln, welche dicht neben der erwähnten schnabelartigen Spitze des Vorderendes eine etwas vor der andern, entspringen. Die vordere ist durchaus frei und nach vorne gerichtet, die rückwärtige ist nach rückwärts gerichtet und durch eine undulierende Membran mit der konvexen Seite des Körpers verbunden; nur ihr Endteil ist frei; er ragt wie ein Schwanz über das hintere Körperende hinaus. Die Angehörigen der Gattung *Trypanosoma* haben nur eine Geißel, welche der rückwärtigen der beiden Flagellen der zweigeißeligen Formen entspricht.

Der Körper ist nackt. Das Fehlen einer Cuticula oder sonstigen

besonderen Wandschicht ist der osmotischen Nahrungsaufnahme, welche zweifellos an der ganzen Oberfläche stattfindet, förderlich. In einigen Fällen ist eine Differenzierung des Plasmas in Ekto- und Entoplasma konstatiert worden. Die undulierende Membran besteht aus Ektoplasma. In dem Ektoplasma sind in einigen Fällen Längsstreifen beobachtet worden, die auf das Vorhandensein von kontraktilen Fibrillen (Myonemen) hinweisen. Das innere Plasma ist entweder durchsichtig, feinkörnig und reich an Alveolen, oder grobkörnig und weniger durchsichtig. Die weiblichen Formen haben im allgemeinen ein körnigeres Plasma als die männlichen. Bei *Trypanosoma mega* und *Karyozeukton* ist das Plasma im vordern Teil des Körpers grob alveolär, im rückwärtigen längsstreifig. Bei *Trypanophis* kommen ein oder zwei Längsreihen gelblicher stark lichtbrechender Körner im Körper vor. Im Plasma vieler Formen finden sich stark färbbare Körnchen, deren Substanz chromatinähnlich zu sein scheint. Ihre Gestalt und Verteilung sind bei den verschiedenen Arten verschieden. Oft wird, namentlich bei den Hämoflagellaten der Säuger, eine Vakuole angetroffen. Während Laveran und Mesnil diese Vakuole in der Regel nur in Stücken gesehen haben, die sich in abnormen Umgebungen (nicht im Wirtsblute) befanden, und die Ansicht ausgesprochen haben, dass sie keine normale Bildung sei, vertritt Woodcock, unter Hinweis auf eine Reihe gegenteiliger Angaben in der Literatur, die Ansicht, dass die Vakule eine normale Bildung sei und eine exkretorische Funktion verrichte.

Wie eingangs erwähnt, finden sich im Plasma zwei Kerne — ein Tropho- und ein Kinetonukleus. Nach Schaudinn, Prowazek und Léger ist die Zahl der Chromosomen 16 oder (häufiger) 8. Der Trophonukleus liegt meist in der Mitte, seltener im vorderen Teile des Körpers. Er ist eiförmig und hat bei allen Arten fast dieselbe Größe; er ist bei den größten Hämoflagellaten nicht viel ausgedehnter als bei den kleinsten. Chromatinkörnchen erfüllen ihn entweder in seiner ganzen Ausdehnung in dichten Massen, oder sie sind vornehmlich an seiner Oberfläche angehäuft. Bei einigen Arten wird ein größeres, von durchsichtiger Substanz umgebenes Körnchen in seinem Innern angetroffen. Dieses dürfte das trophonukleare Zentrosom (Karyozentrosom) sein.

Der Kinetonukleus — dieser Name wurde von Woodcock für den zweiten Kern aufgestellt — liegt meist nahe der Ursprungsstelle der Geißel (Geißeln) im Vorderteil des Körpers, selten mehr zentral. Er ist rundlich oder langgestreckt, zuweilen stabförmig. Seine Größe ist eine schwankende. Die bedeutendsten Dimensionen erreicht er bei *Trypanosoma soleae*. Jede Geißel setzt sich in einen Wurzelfaden fort, der zum Kinetonukleus hinzieht und in nächster Nähe desselben mit einem Körnchen (Zentrum) endet. Woodcock

vermutet, dass eine unmittelbare Verbindung zwischen den Geißeln (Geißelwurzeln) und dem Kinetonukleus besteht, und dass dieser die Geißeln zur Bewegung anregt. Deshalb hat er ihm den Namen Kinetonukleus gegeben.

Woodcock glaubt, dass die Hämoflagellaten von Flagellaten abstammen, die ausschließlich im Darmkanal oder in der Leibeshöhle von wirbellosen, nicht blutsaugenden Tieren schmarotzten, und hier ihren ganzen Lebenszyklus durchmachten. Wenn sich dann die von solchen parasitischen Flagellaten bewohnten (wirbellosen) Wirte daran gewöhnten, das Blut lebender Wirbeltiere zu saugen, gelangten ab und zu ihre Schmarotzerflagellaten ins Wirbeltierblut, und es mag einzelnen von ihnen gelungen sein, sich hier zu behaupten, worauf sie sich an dieses neue Leben anpassten. Zu den Trypanomorphiden führen die Herpetomonadinen hin, während die Trypanosomatiden, zunächst Trypanoplasma, von einem *Bodo*-ähnlichen Vorfahr abgeleitet werden können. In bezug auf die phylogenetische Entstehungsweise der letzteren teilt Woodcock Doflein's Meinung. Die Hämoflagellaten stehen den Hämosporidien offenbar sehr nahe und es ist kaum möglich, eine scharfe Grenze zwischen diesen beiden Gruppen zu ziehen.

In dem Abschnitt über die Systematik werden Diagnosen und Abbildungen der einzelnen Arten gegeben. Die von Woodcock benützte Einteilung ist folgende:

1. Unterordnung *Monadina*.
   Familie *Trypanomorphidae*.
   Im Blut schmarotzende Abkömmlinge von eingeißeligen Herpetomonadinen: *Trypanomorpha*, Woodcock.
2. Unterordnung *Heteromastigina*.
   Familie *Trypanosomatidae* Dofl.
   Meist im Blut schmarotzende Abkömmlinge von zweigeißeligen *Bodo*-ähnlichen Vorfahren. *Trypanoplasma*, Laveran und Mesnil; *Trypanophis*, Keysselitz; *Trypanosoma*, Gruby.

Die letztgenannte Gattung ist die artenreichste; zu ihr gehören auch die die Haustiere und den Menschen krank machenden Formen: *T. brucii* (Nagana der meisten Haustiere und vielleicht auch Aino der Dromedare), *T. evansi* (Mbori der Dromedare), *T. equiperdum* (Dourine der Pferde), *T. equinum* (Caderaskrankheit der Pferde), *T. gambiense* (Trypanosomasis und Schlafkrankheit der Menschen), *T. dimorphon* (Trypanosomasis der Pferde), und *T. theileri*, mit welcher *T. transvaliense* identisch sein dürfte (Galzickte der Rinder).

Hinsichtlich des *T. gambiense* (Schlafkrankheit) bemerkt Woodcock, dass ein Stamm von Eingebornen für diesen Hämoflagellaten tolerant sein könnte und dass dieser in ähnlicher Weise ein Reservoir

der Schlafkrankheitsinfektion bilden könnte, wie die einheimischen Säuger ein Reservoir für die Naganainfektion bilden.

Woodcock meint, dass zweifellos *Glossina palpalis* der wirbellose Wirt dieses Schmarotzers sei. Hierzu ist zu bemerken, dass nach den neuesten, seither in Entebbe durchgeführten Untersuchungen von Minchin und Genossen[1]) über die Schlafkrankheit, jene Fliege allerdings die Infektion herbeiführt, aber nur der Träger derselben, nicht ein Wirt des Schmarotzers, ist.

Einige Bemerkungen über die Knospung und geschlechtliche Fortpflanzung bei Hydra.

Von Alois Mrázek in Prag.

Es wird gewöhnlich angenommen, dass bei *Hydra* die ungeschlechtliche Vermehrung durch Knospung und die sexuelle Fortpflanzung zwei einander ausschließende Prozesse sind. Wo und unter welchen Umständen diese Ansicht zum ersten Male geäußert wurde, kann ich augenblicklich nicht ermitteln, und es hat eine solche mehr literar-historische Untersuchung wohl auch einen nur untergeordneteren Wert. Tatsache ist, dass die Ansicht die vorherrschende zu sein scheint, und auch in den neuesten Arbeiten, die sich mit den Fortpflanzungsverhältnissen von *Hydra* befassen, ausdrücklich wiederkehrt, so z. B. bei Downing[2]) p. 386: „The processes seem to be antagonistic. Certainly they are seldom contemporaneous in the same animal ... Regeneration, budding and sexual reproduction seem then to be mutually exclusive ..." Parallel damit entwickelte sich die Auffassung, dass die verschiedenen Fortpflanzungsarten einfach durch verschiedene Ernährung, resp. durch Nahrungsüberfluss und Futternot bedingt sind. Diese Ansicht ist in die Lehrbücher etc. übergegangen und präzis ausgesprochen finde ich dieselbe z. B. bei Geddes und Thomson[3]) p. 225: „The common hydra, in abundant nutritive conditions produces numerous buds, and even these sometimes begin themselves to bear another generation. In other words, we may almost say, with plenty of food the polype grows abundantly, so obviously is this asexual reproduction continuous with growth. A check to the nutritive conditions, however, brings on the development of the sexual organs and the occurence of sexual reproduction." Wir begegnen dieser Ansicht jedoch auch bei einem der jüngsten Autoren,

1) Minchin, Gray und Tulloch. *Glossina palpalis* in its Relation to *Trypanosoma gambiense* and other *Trypanosomes* (Preliminary Report). In: Proc. R. Soc. London. B, Bd. 78, p. 247, 1906.

2) Downing, E. R. (1905). The spermatogenesis of *Hydra*. Zool. Jahrb. Anat. Abt. Vol. 21.

3) Geddes, P. und Thomson, J. A. (1889). The evolution of sex.

die sich auf dem experimentellen Wege mit den Lebenserscheinungen von *Hydra* beschäftigt haben, nämlich bei Eugen Schultz[1]) p. 705: „Die Knospung ist eben ein Wachstum, das nur bei guter Ernährung von außen möglich ist, zum Unterschiede von der geschlechtlicher Vermehrung, die, wie wir weiter sehen werden, gerade durch Hunger stimuliert wird."

Die eine Hälfte der angeführten Ansichten mag wohl prinzipiell richtig sein, indem tatsächlich für eine lebhafte Knospenbildung eine genügende Nahrungszufuhr eine nötige Vorbedingung bildet. Der Fehler liegt jedoch darin, dass einerseits noch lange nicht mit einer genügenden Beweiskräftigkeit nachgewiesen ist, dass lediglich der Hunger an sich selbst zu der geschlechtlichen Vermehrung Anstoß gibt, andererseits aber dabei die beiden Fortpflanzungsarten als Gegensätze hingestellt werden, welche zeitlich nicht zusammentreffen können, was, wie weiter unten gezeigt werden wird, unrichtig ist. In ersterer Hinsicht sind besonders interessant und für die Beurteilung der schwebenden Fragen sehr wichtig die neuesten Mitteilungen R. Hertwig's[2]), wie denn ja auch schon die Kenntnisnahme von den Münchener Experimenten E. Schultz zu einer gewissen Reserve zwang. Was den zweiten beanstandeten Punkt der oben erwähnten Auffassung anbelangt, so will ich in folgenden Zeilen meine Beobachtungen mitteilen. Dass Knospung neben der geschlechtlichen Vermehrung vorkommen kann, wird vereinzelt in der Literatur angeführt. Aus neuerer Zeit berichten über solche Erscheinungen Downing, Hadži[3]) und R. Hertwig. Meine diesbezüglichen Beobachtungen sind zwar nur direkte Beobachtungen, die ich so gelegentlich anstellen konnte, also keine Experimente, aber sie erstrecken sich auf ein großes Material und bringen einige nicht unwichtige Ergänzungen zu den Mitteilungen Downing's und Hertwig's.

Ein Teil meiner Beobachtungen datiert aus den Sommermonaten des Jahres 1905 und bezieht sich auf *Hydra fusca* L., resp. die Form, welche Brauer und Downing (*Hydra dioecia* Down.) vorgelegen ist. In einem der Bassins des zoologischen Instituts haben sich die Tiere ungemein vermehrt und es hielt bei denselben die Geschlechtsperiode monatelang an. Es zeigten sich jedoch, wie ich es auch schon einmal, einige Jahre früher, zu beobachten die Gelegenheit hatte, stets nur männliche Individuen, obgleich ich sorgfältig nach weiblichen oder hermaphroditen Exemplaren spähte und

---

1) Schultz, Eug. (1906). Über Reduktionen. II. Über Hungererscheinungen bei *Hydra fusca*. Arch. Entw.-Mech. Vol. 21.

2) Hertwig, Rich. (1906). Über Knospung und Geschlechtsentwickelung von *Hydra fusca*. Biol. Centralbl. Bd. 26.

3) Hadži, Iovan (1906). Versuche zur Biologie von *Hydra*. Arch. Entw.-Mech. Bd. 22.

viele Hunderte von Individuen zur Disposition hatte. An den großen Tieren, die offenbar die Nahrung im Überfluss besaßen, waren neben den Hoden fast ohne Ausnahme auch Knospen vorhanden. Durch anhaltendes Verfolgen des Materials gewann ich die Gewissheit, dass es sich hier nicht etwa um einen Übergang von der einen zu der anderen Fortpflanzungsart handelte, sondern dass beide wirklich dauernd nebeneinander an demselben Tier verliefen.

Und etwas ganz ähnliches konnte ich im Laufe des Monats Mai 1906 bei einer zweiten Art der *Hydra viridis*, beobachten und zwar unter den natürlichen Verhältnissen. In einem kleinen in einem Walde bei Přibram gelegenen Wasserreservoir, habe ich Hunderttausende von Individuen dieser *Hydra*-Art angetroffen, die zwischen den verschiedenen Wasserpflanzen lebten, und in den gleichzeitig hier vorkommenden großen Massen von *Canthocamptus* und dessen Entwickelungsstadien eine überaus reichliche Nahrung hatten. Eine große Mehrzahl der Hydren besaß entwickelte Geschlechtsorgane und besonders auch die Eibildung befand sich in der vollsten Entfaltung. Es kamen sowohl hermaphrodite als auch rein weibliche und rein männliche Individuen vor (dies bezieht sich nur auf das frisch gesammelte Material. Das weitere Schicksal desselben konnte nicht verfolgt werden). Jede dieser drei Kategorien zeigte jedoch in sehr zahlreichen Fällen zugleich Knospenbildung. Dass auch hier wieder die Knospung wenigstens eine Zeit lang neben der geschlechtlichen Fortpflanzung anhielt und fortbestand, kann zunächst daraus geschlossen werden, dass zu gleicher Zeit bei verschiedenen Individuen einerseits die Bildung der Knospen, andererseits die Entwickelung der Geschlechtsorgane sehr verschieden weit vorgeschritten waren. Man fand alle Übergänge von Fällen, wo neben einer alten beinahe fertigen Knospe nur die allerersten Anlagen eine Hoden- und Ovarialbildung sich zeigten, bis zu solchen Fällen, bei welchen neben einem bald abzuschnürenden Ei eine ganz junge Knospe sich befand. Außerdem ist es vielleicht nicht überflüssig, zu bemerken, dass an diesem Bild sich im Laufe mehrerer Wochen nichts änderte und ich bei einem jeden Besuche der betreffenden Lokalität dasselbe Verhalten vorfand.

An dem mir vorliegenden Material von geschlechtsreifen, aber zugleich sich auch noch durch Knospung vermehrenden Hydren konnte ich jedoch noch eine interessante Erscheinung und zwar ziemlich häufig feststellen. Hertwig (l. c. p. 498) erscheint es unverständlich, wie Downing sagen kann, dass „when sexual organs appear on a budding individual they appear on the bud and not on the parent stock.“ Nach Hertwig dringen zwar bei der reichlichen Hodenbildung (bei welcher bis 50—60 Hodenbläschen erzeugt werden) die einzelnen Hodenbläschen bis in die Knospungszone, zwischen die Basen der Knospen vor, in keinem einzigen Fall trat

jedoch die Hodenentwickelung an den Knospen ein, stets nur an dem Muttertier. Downing bemerkt aber ausdrücklich, dass er (freilich nur einmal) Hodenbildung an einer Knospe angetroffen hat (l. c. p. 386). Und dasselbe Verhalten konnte auch ich konstatieren, nur mit dem Unterschied, dass es überhaupt zu keinen Seltenheiten gehört, wenn bei geschlechtsreifen, zugleich aber knospenden *Hydra*-Exemplaren die Geschlechtsorgane, resp. Hoden, auch an den Knospen vorkommen. Gewöhnlich kommen jedoch die Hodenbläschen auf den Knospen nur vereinzelt, in Einzahl, oder höchstens 2—3 Stück vor. Bei *Hydra viridis* habe ich diese Erscheinung viel seltener angetroffen, was wohl auch damit zusammenhängt, dass diese Art keine so reichliche Knospenbildung aufweist wie *Hydra fusca*.

Das Vorkommen von Gonaden an Knospen kann also nach meinen Befunden nicht mehr angezweifelt werden. Eine andere Frage ist aber, ob auch die Annahme Downing's, dass die Hodenbildung in diesen Fällen wirklich auf dem Tochterindividuum (der Knospe) unabhängig vom Muttertier entsteht, wenn sich auch nach der Meinung Downing's dafür Gründe anführen ließen („on the vigorous bud rather than on the parent partially exhausted by budding"), doch vollkommen der Wahrheit entspricht. Da, wie es Hertwig hervorhebt und wie ich es ebenfalls fand, die Bildung der Hoden bis in die Knospungszone sich erstrecken kann, so wäre es bei der Raschheit, mit welcher die Knospung verläuft, nichts befremdliches, wenn eine ursprünglich noch am Muttertier angelegte Gonade sekundär mit in die junge Knospe hineingerissen würde.

Soweit meine Beobachtungen. Das bei denselben beobachtete gleichzeitige Vorkommen beider Fortpflanzungsarten bei einem und demselben Individuum, ist schon an sich selbst geeignet, die Annahme zu erschüttern, dass Hungerzustände für das Auftreten der Geschlechtsperiode ausschließlich maßgebend sind. Es fällt mir jedoch nicht ein, der Nahrungsentziehung und dem Nahrungsmangel jeden biologischen Einfluss überhaupt abzusprechen. Ich habe nur ein gewisses Misstrauen allen allzu einfachen mechanistischen Erklärungen gegenüber, auch wenn sich dieselben auf experimentelle Untersuchungen berufen können, da in der Natur wohl die Verhältnisse viel komplizierter sind als bei einem Laboratoriumsversuch, und eine Menge verschiedenartiger Faktoren in verschiedener Weise und Abstufung dabei mitspielen können. In dieser Beziehung verweise ich übrigens auch auf die Ausführungen R. Hertwig's (l. c.), welche die Sachlage sehr zutreffend darstellen.

Im Anschluss an meine kurze Mitteilung sei mir noch eine kritische Bemerkung gestattet. Inwieweit die Geschlechtsverhältnisse der Tiere von äußeren Einflüssen beeinflusst werden, darüber können lediglich analytische Experimente Aufschluss bringen. Dass

die Sache sehr kompliziert ist, wurde soeben angeführt, und es werden demgemäß noch sehr viele verschiedenste Experimentenreihen nötig sein, ehe etwas mehr Licht in dieses noch dunkle Gebiet gebracht sein wird. Keineswegs aber wird die Frage gefördert durch solche bloße Redewendungen, wie ich sie in der zitierten Abhandlung Eug. Schultz's finde. Nach diesem Autor ist es z. B. „äußerst charakteristisch, dass die Brunstzeit und Reifung der Genitalzellen fast aller Tiere in das Frühjahr fällt, und zwar hart nach der Zeit des größten Verbrauches an Reservestoffen, während der ungünstigen Jahreszeit.“ Es ist sofort jedem vorurteilsfreien Leser klar, dass dies lediglich eine Assertion ist, die übrigens zu einem großen Teil unrichtig ist. Mit demselben Recht könnte ein anderer Zoologe behaupten, dass bei einer großen Zahl der Tierformen die Reifung der Geschlechtszellen etc. gerade in die Zeit der höchsten Lebensentfaltung, in die Zeit des Nahrungsüberflusses fällt. Tatsache ist nur, dass die Bildung der Geschlechtsprodukte gewöhnlich periodisch geschieht und dass zuweilen diese Periodizität mit den Jahresperioden zusammentreffen kann. Aber dieses bloße Zusammentreffen beweist noch gar nichts, sondern es ist eben auch Aufgabe der experimentellen Forschung, erst nachzuweisen, ob dabei auch irgend welche gesetzliche Zusammenhänge bestehen oder nicht.

Prag, 30. Januar 1907.

Zur Verwandlung der Insekten.

Von S. Metalnikoff.

Zoolog. Laborat. Kais. Akademie der Wissenschaft. St. Petersburg.

In der letzten Zeit ist eine größere Anzahl Arbeiten erschienen, die sich mit der Metamorphose der Insekten befassen und in eingehender Weise die Frage über Beteiligung der Phagocyten an der Zerstörung der Gewebe des sich verwandelnden Insektes behandeln.

Einige Forscher bestätigen[1]) in allen Stücken die Beobachtungen von A. Kowalewski und von van Rees (1885—1887), nach welchen die Muskulatur und die übrigen Gewebe in der Metamorphose von Blutkörperchen, sc. Phagocyten aufgefressen werden sollen. Phagocyten, welche die Reste der Muskelfasern in sich aufnehmen, sollen, der Ansicht der genannten Autoren gemäß, nichts anderes als die Körnchenkugeln Weismann's sein.

Von manchen anderen Autoren wurden die Angaben von Kowalewsky und van Rees einer scharfen Kritik unterworfen; es wird nachzuweisen versucht, dass Phagocyten an der Zerstörung

1) Perez. Bull. scient. de la France et de la Belgique. T. XXXVII. — L. Mercier, Arch. de Zool. expérim. T. V.

der Gewebe sich gar nicht oder jedenfalls in einer sehr untergeordneten Weise beteiligen.

Karawaiew[1]) und Torre[2]) nehmen an, dass die Zellen des in Verwandlung stehenden Insektes sich in den Säften des Organismus auflösen.

Berlese[3]), welchem wir einige Arbeiten über diese Fragen verdanken, leugnet jede Beteiligung von Phagocyten an der Zerstörung der Gewebe in der Metamorphose. Er nimmt an, die Auflösung der Gewebe fände unter Einwirkung von Verdauungsfermenten statt, welche in die Leibeshöhle aus dem Darm gelangen.

Eine Anzahl Forscher glaubt schließlich den Phagocyten eine nur untergeordnete Rolle vindizieren zu können.

Korotneff nimmt an, die Metamorphose laufe in verschiedener Weise ab, je nachdem sie ein langsames oder ein schnelles Tempo einschlägt: in ersteren Fällen findet die Degeneration der Gewebe auf dem Wege einer einfachen Auflösung in den Säften der Leibeshöhle statt; bei stürmischem Verlaufe der Metamorphose sollen sich auch Phagocyten in aktiver Weise an der Zerstörung der Gewebe beteiligen.

In analoger Weise spricht sich auch Kelley aus[4]).

Vaney[5]) weist nach, dass die Histolyse mit einer Degeneration der Gewebe einsetzt, welche dem Untergange geweiht sind. Die Phagocytose soll erst in sekundärer Weise eingreifen.

Anglas[6]), welcher die Fragen der Metamorphose in einer ganzen Reihe von ausführlichen Arbeiten bespricht, schließt sich ebenfalls der Anschauung über die untergeordnete Bedeutung der Phagocytose an.

Die Muskulatur und die übrigen Gewebe sollen auf dem Wege der Nekrobiose zugrunde gehen, die Blutkörperchen in einer mehr indirekten Weise eingreifen, indem dieselben spezielle Diastasen ausscheiden, welche zur Auflösung der Zellen führen. Diesen Vorgang bezeichnet Anglas als Lyocytose.

Es ergibt sich aus dieser kurzen Übersicht der neueren einschlägigen Arbeiten, dass die Frage über Beteiligung der Phagocyten an der Zerstörung der Gewebe im Laufe der Metamorphose noch durchaus strittig erscheint. Die Divergenz der Ansichten erklärt sich aus dem Umstande, dass die Untersuchung der histolytischen Vorgänge bei metamorphosierenden Insekten auf bedeutende Schwierigkeiten stößt.

---

1) Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXIV.

2) C. R. Soc. biol. T. LII.

3) Bull. entom. ital. Anno 32 und Zool. Anz. XXIII und XXIV.

4) Amer. Natur. T. XXXV.

5) Ann. Univ. Lyon. T. I. Fasc. 9.

6) C. R. Soc. biol. vol. I. Bull. scient. de la France et de la Belg. T. XXXIV. Archives d'anat. microscopique T. V. 1903.

Viele Gewebe und Zellen, vor allem die Blutkörperchen selbst, erleiden dermaßen bedeutende Modifikationen, dass eine sichere Identifizierung derselben durchaus nicht leicht ist.

Die Phagocyten nehmen an Volumen zu, es treten innerhalb derselben nicht selten besondere Einschlüsse und Vakuolen auf. Die übrigen Gewebe und Zellen werden ebenfalls, und zwar bedeutend alteriert.

Die Entscheidung, ob man es in einer bestimmten Zelle mit einem veränderten Leukocyten oder einem aus dem betreffenden Organe selbst hervorgegangenen Elemente zu tun hat, kann zuweilen schwer fallen.

Vor einigen Jahren, als ich mich mit der Untersuchung der Anatomie und auch der Metamorphose der Bienenmotte (*Galleria melonella*) befasste, wurde meine Aufmerksamkeit auf eine Methode gelenkt, die zur Lösung der Frage mir wohl geeignet erschien.

Injiziert man einem Insekt kurz vor der Umwandlung Karminpulver oder einen anderen Farbstoff, so lassen sich die Leukocyten, welche den Farbstoff in sich aufgespeichert, während der Verwandlung leicht und sicher von allen übrigen Zellen und Geweben unterscheiden. Ich hoffte nun, auf diesem Wege zur Lösung der Frage zu gelangen, wie weit die aktive Beteiligung der Leukocyten an der Zerstörung der Gewebe und Organe des in Verwandlung begriffenen Organismus reicht. Schon damals führte ich die ersten Versuche aus, welche meine Erwartungen vollauf bestätigten; ich veröffentlichte daraufhin einen kurzen vorläufigen Bericht über meine Versuche im Zool. Anz. (Bd. XXVI, 1903), mit dem Hinweis auf die Bedeutung, welche die Methode zur Entscheidung der strittigen Fragen erlangen könnte.

Bevor ich jedoch zur Frage über die Bedeutung der Phagocyten in der Metamorphose übergehe, möchte ich auf die Vorgänge hinweisen, welche die Phagocytose der Fremdkörper im normalen Leben der Raupe charakterisieren, Raupen, denen Karmin oder Tusche einverleibt wurde, leben ganz ungestört weiter und verwandeln sich in völlig normaler Weise in Puppen oder Schmetterlinge.

Wird einer Raupe Karmin ein paar Tage vor der Verwandlung injiziert, so bilden in der Regel während dieser Zeit Phagocyten größere Anhäufungen im Blut, welche mit Leichtigkeit in verschiedenen Körperregionen sowohl bei der Raupe, als auch bei der Puppe und beim Schmetterling nachgewiesen werden können. Diese Anhäufungen sind von ganz typischer Gestalt; es wird in der Regel im Zentrum eine große Menge Karmin angetroffen, welche durch Zusammenfluss mehrerer mit Karmin beladener Leukocyten entstand; ringsherum ordnen sich Leukocyten in konzentrischen Schichten an. Mehrere von letzteren enthalten Karmin, andere sind wieder jedes farbigen Einschlusses bar.

Die Leukocyten sind von spindelförmiger Gestalt, fließen miteinander zusammen und bilden schließlich ringsherum eine bindegewebige Kapsel.

Derartige Anhäufungen von Leukocyten mit Karmin fand ich in unveränderter Form sowohl bei Raupen als bei Puppen und bei Schmetterlingen vor. Ähnliche Bilder konnte ich bei Injektionen von lebenden und toten Tuberkelbazillen bei Raupen nachweisen (Centralbl. f. Bakt. T. XLI, 1906).

Es scheint diese Kapselbildung eine spezielle Art von Elimination verchiedener Fremdkörper aus dem Blute zu sein. Sind die Fremdkörper einer verdauenden Tätigkeit seitens der Leukocyten zugänglich, so werden dieselben von letzteren verdaut.

Als ein besonders lehrreiches Beispiel mögen Tuberkelbazillen erwähnt werden, dieselben werden innerhalb solcher Kapselbildungen verdaut und in eine halbflüssige dunkelbraune Masse umgewandelt. Diese Verdauungsresiduen der Tuberkelbazillen werden allmählich im zirkulierenden Blutplasma aufgelöst und schließlich durch die Perikardialzellen ausgeschieden.

Letztere nehmen an und für sich keine Bakterien auf, worauf schon von Kowalewski und Cuenot hingewiesen wurde und was ich aus eigener Erfahrungen bestätigen kann.

Die Perikardialzellen, welche somit weder Bakterien noch sonstige feste Fremdkörper zu verschlingen vermögen, nehmen die flüssigen Zersetzungsprodukte der Bakterien auf. Diese Beobachtung liefert einen neuen Beleg zugunsten Kowalewski's, welcher die Ansicht vertrat, dass die Perikardialzellen wohl die Ausscheidung von Lösungen, nicht jedoch von festen Fremdkörpern besorgen können. Sie vermögen daher wohl Ammoniakkarmin, nicht aber Karminpulver auszuscheiden.

Das Karminpulver, welches von den Säften der Leukocyten nicht verdaut werden kann, bleibt zeitlebens im Organismus der Insekten innerhalb der oben beschriebenen Kapseln. Wir treffen daher letztere in unveränderter Gestalt sowohl bei Puppen als bei Schmetterlingen an.

Diese Beobachtungen geben uns gleichzeitig eine Erklärung für die Tatsache des allmählichen Schwundes von mit Farbstoff beladenen Leukocyten aus dem Blute derInsekten; dieselben werden zum größten Teil zur Bildung der geschilderten Anhäufungen und Kapseln verbraucht. Es erhellt daraus, dass das Studium der Phagocytose in der Verwandlung eine Einverleibung des Farbstoffes kurz vor Eintritt derselben verlangt, damit den Leukocyten keine Zeit zur Bildung der Anhäufungen übrig bleibt.

Ich habe meine Aufmerksamkeit vorwiegend auf die Vorgänge der Zerstörung des Darmes gerichtet.

In besonders auffälliger Weise tritt die aktive Beteiligung der

Phagocyten an der Zerstörung der Muskulatur des Vorder-, Mittel- und Enddarmes der Raupe zutage.

Der Vorderdarm ist mit riesigen ringförmigen Muskelzellen versehen, welche reihenförmig hintereinander liegen (vgl. Fig. 1). Die Zellen sind so groß und so scharf voneinander gesondert, dass sie auf einem Längsschnitt durch den Darm große Epithelzellen vortäuschen. Unter diesen Bedingungen lassen sich die Erscheinungen der Phagocytose am schönsten beobachten.

Kurz vor der Metamorphose treten an diese Zellen in großen Mengen, mit Karmin oder Tusche beladene Leukocyten heran. Sie zwängen sich zunächst zwischen die einzelnen Muskelfasern durch, ohne dieselben anzugreifen.

Wir treffen auf diesen Stadien Leukocyten mit Karmineinschlüssen sowohl in den Muskelfaserinterstitien, als auch unter den Muskelzellen, in unmittelbarer Nachbarschaft mit Zellen, welche die Darmhöhle auskleiden (vgl. Fig. 2).

Auf nächstfolgenden Stadien können wir das allmähliche Eindringen der Leukocyten in die Muskelfasern und die aktive Zerstörung der letzteren durch die ersteren verfolgen. Die Muskelzelle nimmt an Größe (Fig. 3) stetig ab, die Zahl der Leukocyten steigt ebenso unaufhörlich, bis schließlich gegen Abschluss des Zerstörungswerkes, die ganze Region des Darmes wie ein dichter Haufen von Leukocyten erscheint. Es ist von Interesse, dass die Leukocyten, welche dermaßen energisch ihre Zerstörungsarbeit an den Muskelfasern vollstrecken, die Zellenschicht, welche das Darmlumen austapeziert, völlig unangetastet lassen.

Ich habe mich bestrebt, in der Muskelzelle irgendwelche Veränderungen nachzuweisen, welche der Phagocytose wohl vorangehen dürften. Alle Versuche in dieser Richtung haben jedoch bis jetzt fehlgeschlagen, obwohl die Existenz derartiger Veränderungen nicht nur wahrscheinlich erscheint, sondern sogar a priori als notwendig angenommen werden muss. Es kann sich hier in der Tat nur um folgende Alternativen handeln: es müssen während der Verwandlung entweder die Leukocyten oder, umgekehrt, die der Zerstörung geweihten Zellen irgendwelche Modifikationen erleiden.

Wie ließe sich denn anders die Tatsache erklären, dass die Zellen und Gewebe der normalen Raupe von den Leukocyten unangetastet bleiben, in der Metamorphose dagegen so leicht den letzteren zur Beute fallen?

Nimmt man nun an, dass die Leukocyten während der Verwandlung irgendwelche neue Eigenschaften erlangen, welche dieselben zur aktiven Phagocytose der zu zerstörenden Gewebe und Zellen befähigen, dann bliebe die seltsame Tatsache als Problem bestehen, warum die einen Gewebe von den Leukocyten aufgefressen, andere dicht benachbarte völlig intakt bleiben?

Fig. 1.

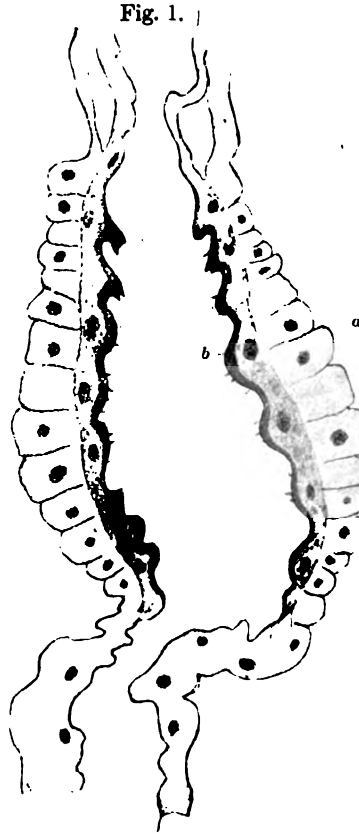


Fig. 1.
Längsschnitt durch den Vorderdarm der Raupe von *Galeria mellonella*.
a = Muskelzelle, b = Epitheliale Bekleidung des Darmes.

Wir müssten denn bei den Phagocyten ganz besondere psychische Eigenschaften voraussetzen, welche dieselben in den Stand setzen, von den Interessen des Gesamtorganismus geleitet, sich unter den Geweben geeignete Nahrung auszuwählen; wenn nicht, so bleibt uns nur das eine übrig: in den den Phagocyten zum Opfer fallenden Geweben müssen entsprechende Veränderungen vorangegangen sein. Letztere Annahme erscheint uns als die bei weitem wahrscheinlichere.

Es resultiert nun aus diesen Erwägungen, dass die Meinungsverschiedenheiten, welche zwischen den Verfechtern der reinen Phagocytose und den Forschern, welche an vorhergehende Modifikationen der zu vernichtenden Gewebe glauben, bestehen, in Wirklichkeit auf einem Missverständnisse beruhen.

Fig. 2.



Fig. 3.

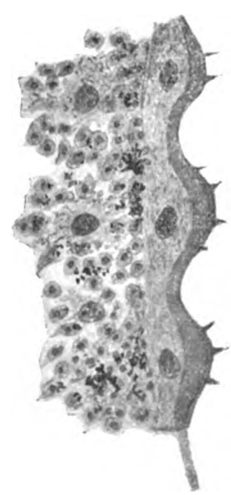


Fig. 2.
Ein Teil der Wandung. Beginn der Phagocytose.

Fig. 3.
Vollständige Auflösung der Muskelwandung durch die Phagocyten.

Sollte der Nachweis von sichtbaren Veränderungen der Gewebe auch fehlschlagen, so müssten solche rein a priori angenommen werden.

Es kann sich somit nun um die eine Frage handeln: welcher Art sind die betreffenden Veränderungen der angegriffenen Zellen und wodurch sind dieselben hervorgerufen worden?

Liegt uns hier etwa eine Nekrobiose vor, wie es seitens Anglas und anderer Erforscher der Metamorphose angenommen wurde? Handelt es sich vielleicht um eine Intoxikation mit Kohlensäure oder um Einwirkung von spezifischen Toxinen, welche zurzeit im Blute der Insekten auftreten?

Ich suchte diese Frage auf experimentellem Wege zu lösen. Sollten im Blute der Raupen zur Zeit der Metamorphose spezifische Toxine sich ausbilden, welche auf die zu vernichtenden Gewebe derart einwirken, dass letztere den Angriffen der Leukocyten gegenüber nunmehr wehrlos werden, so müssten sich diese Toxine leicht nachweisen lassen. Ich wählte zum Nachweis folgendes Verfahren: ich entnahm Blut Raupen, die dicht vor der Metamorphose standen, jedoch noch nicht in Puppen verwandelt waren und versuchte, es jungen Raupen zu injizieren. Zu meiner Überraschung erwies sich das Blut von ganz eigenartiger Wirkung. Die Raupe zeigt zunächst deutliche Zeichen von Unzufriedenheit; sie windet sich lebhaft hin und her; die Bewegungen werden jedoch immer träger; der Hinterteil des Körpers bleibt ganz regungslos, wie gelähmt; die Raupe schleppt sich nur mühsam vorwärts, bis schließlich der ganze Körper vom gleichen Schicksal getroffen wird; die Raupe kehrt die Bauchseite nach oben, bleibt regungslos liegen und bewegt langsam ihre Mundwerkzeuge. Allmählich erstirbt sie vollständig, reagiert auf keinerlei Reize und ist von einer toten nicht mehr zu unterscheiden. Dieser Ohnmachtszustand hält eine halbe Stunde oder länger, in Abhängigkeit von der Menge des eingespritzten Blutes, an.

Allmählich stellen sich wieder Lebenszeichen ein; die Raupe regt sich langsam, dann etwas lebhafter und kehrt schließlich zu ihrem ursprünglichen Zustande zurück.

Ich habe es, selbstverständlich, nicht unterlassen, Kontrollversuche anzustellen: ich entnahm Blut jungen Exemplaren und spritzte es anderen, ebensolchen ein: dieses Blut, selbst in großen Mengen einverleibt, erwies sich als völlig harmlos.

Wir können somit nicht umhin, anzunehmen, dass zur Zeit der Verpuppung im Organismus der Raupe Stoffe gebildet werden, welche eine toxische Wirkung auf normale junge Raupen ausüben.

Es galt nun festzustellen, in welchen Zeitpunkt des Lebens der Raupe das erste Auftreten der toxischen Substanzen fällt und wann das Blut der Raupe den Höhepunkt ihrer toxischen Einwirkung auf junge Exemplare erlangt.

Darauf hinzielende Versuche zeigten, dass die Toxizität des Blutes 2–3 Tage vor der Verpuppung somit beim Erreichen des

Grenzalters der Raupe auftritt. Die Nahrungsaufnahme wird sistiert und die Raupe schreitet zum Spinnen ihres Kokons.

Es treten nun gleichzeitig auch histologische Vorgänge im Organismus der Raupe auf: es ist daher sehr wohl möglich, dass die Histolyse der Gewebe im Kausalnexus mit dem Auftreten der Toxizität im Blute der Raupen steht.

Sobald in der Puppe die histologischen Prozesse abgelaufen sind und die Histogenese einsetzt, schwindet auch die Toxizität des Blutes.

Blut aus solchen Puppen, selbst in größeren Mengen eingespritzt, erweist sich harmlos.

Im letzten Sommer wiederholte ich die gleichen Versuche an Seidenraupen. Injiziert man einer Raupe Blut aus einer sehr jungen Puppe, oder einer im Beginn der Verpuppung befindlichen anderen Raupe, so erhält man Bilder, welche vollständig mit den Reaktionen bei der *Galeria melonella* übereinstimmen. Die Raupe windet sich hin und her, um schließlich in einem ohnmachtähnlichen Zustand zu verfallen.

Die zarte und dünne Hautdecke der Seidenraupe erlaubte die Herzpulsationen zu beobachten. Unmittelbar nach der Injektion nimmt die Frequenz des Herzschlages zu, um dann im weiteren Verlaufe abzunehmen: das Herz bleibt schließlich in der Diastole still. Die Ohnmacht hält 20—30 Minuten, auch länger, in Abhängigkeit von der Menge des eingespritzten Blutes an.

Das Blut einer eintägigen Puppe übt eine ziemlich starke Wirkung aus; dasjenige einer zweitägigen Puppe wirkt schon schwächer; die dreitägige Puppe hat die Toxizität des Blutes bereits verloren.

Es erhebt sich nun vor allem die Frage über die Natur des im Blute der Puppe zirkulierenden Stoffes, welcher mit so scharf ausgesprochenen toxischen Eigenschaften versehen ist.

Dürfte es sich vielleicht um ein Stoffwechselprodukt oder um eine durch Zerfall der Gewebe entstandene Substanz handeln?

Trifft diese Vermutung zu, so müsste das Puppenblut nicht nur für das betreffende, sondern auch für jedes andere Insekt sich toxisch erweisen.

Um dies zu prüfen, verfuhr ich folgendermaßen: ich entnahm einer sich verpuppenden Raupe von *Galeria melonella* Blut und spritzte es einer Seidenraupe ein. Jede Wirkung blieb aus. Derselbe Versuch wurde auch in umgekehrter Weise ausgeführt, Blut einer jungen Seidenpuppe entnommen und einer *Galeria*-Raupe injiziert, mit dem gleichen negativen Resultat.

Es erhellt daraus, dass die toxische, der jungen Puppe eigene Substanz spezifisch ist, was die Vermutung aufkommen lässt, dass es sich nicht um ein Stoffwechselprodukt, sondern um etwas anderes handelt.

Um die Frage zu entscheiden, ob der betreffende Stoff nicht vielleicht zu den Fermenten gehört, versuchte ich das Blut auf bestimmte Temperaturen zu erhitzen.

Setzt man Raupenblut einer Temperatur von 60° während einer halben Stunde aus, so werden große weiße Flocken gefällt: in der Zentrifuge erhält man eine klare, durchsichtige Flüssigkeit, welche jungen Raupen eingespritzt wurde.

Diese Injektion bleibt völlig resultatlos.

Es ergibt sich daraus, dass durch halbstündiges Erwärmen auf 60° das im Blute junger Puppen enthaltene, für junge Raupen toxische Prinzip zerstört wird.

Dewitz[1]) macht bereits in seiner Arbeit über Verwandlung der Insekten auf ein spezielles Enzym aufmerksam, welches als Ursache der Metamorphose betrachtet werden muss: „Ich hatte nun in den erwähnten Untersuchungen gezeigt, dass die angegebenen drei Erscheinungen — die Verfärbung der Körperflüssigkeiten infolge der Wirkung des Enzyms, die Verfärbung der frisch gebildeten Puppen und die Umwandlung der Larven in eine Puppe — durch Wirkung gleicher Faktoren unterdrückt oder verzögert werden können.

Ich hatte oft im Laufe meiner Arbeiten mit Raupenblut Gelegenheit, mich seiner Eigentümlichkeit, sich an der Luft schwarz zu verfärben, zu überzeugen. Diese Eigenschaft ist offenbar von der Anwesenheit eines speziellen oxydierenden Fermentes abhängig, worauf schon von verschiedenen Autoren aufmerksam gemacht wurde.

Sollte dieses Ferment für alle begleitenden Erscheinungen der Metamorphose verantwortlich gemacht werden, so müsste es offenbar nur zur Zeit der Verwandlung im Blute der Raupen auftreten.“

Die schwarze Verfärbung des Blutes lässt sich jedoch sowohl bei alten, der Verpuppung nahen Raupen, als auch bei ganz jungen Exemplaren beobachten.

Auf Grund der geschilderten Experimente gelangen wir somit zu folgendem Schluss:

Zum Beginn der Metamorphose treten im Blute der Insekten bestimmte spezifische Toxine auf, welche allem Anscheine nach zur Vergiftung bestimmter Gewebe und Zellen führen, wodurch dieselben der Phagocytose zum Opfer fallen. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass diese Toxine streng spezifischer Natur sind, resp. spezielle Gifte für Muskelzellen, Malpighi'sche Gefäße, verschiedene Drüsen gebildet werden. Möglich ist es auch, dass die verschiedene Toxine nicht gleichzeitig, sondern in bestimmter Aufeinanderfolge auftreten, worauf die bestimmte Reihenfolge im Auftreten der histolytischen Prozesse hinweist. Um diese Fragen zu entscheiden, müsste man jungen Raupen Blut aus verschiedenen Stadien der Metamorphose injizieren und die verschiedene Einwirkung der

---

1) Zool. Anz. Bd. XXVIII, 1904.

jeweiligen Injektion auf einzelne Gewebe des Versuchstieres verfolgen.

All diesen Fragen soll eine spezielle Untersuchung gewidmet werden, die jetzt im Gange ist.

Über das Parietalauge von Lacerta agilis und Anguis fragilis.

Von Dr. M. Nowikoff.
(Aus dem zoologischen Institut zu Heidelberg.)

(Schluss.)

Sämtliche angeführte Darstellungen der Retinastruktur lassen die Frage über die Verbindung der Retinaelemente mit den Fasern des Parietalnerven ganz offen.

Ich muss gestehen, dass die Zellkerne in der Retina gewöhnlich sehr dicht aneinander liegen und deswegen Zellgrenzen schwer zu erkennen sind. Dennoch ist man auf dünnen (etwa 5 μ), stark gefärbten Schnitten imstande, die einzelnen Bestandteile der Retina zu unterscheiden. Die sichersten Ergebnisse in dieser Hinsicht sind jedoch zu erzielen, wenn man Längsschnitte der Retina (Fig. 6 und 7) mit Querschnitten (Fig. 8) vergleicht. Dieses Untersuchungsverfahren wurde beim Studium der Parietalaugen bis jetzt, soweit mir bekannt ist, gar nicht verwendet.

Wie aus den Figuren 1, 2, 6 und 7 hervorgeht, besteht die retinale Wand der Augenblase von *L. agilis* und *A. fragilis* aus folgenden Elementen: Sehzellen (Sz.), Pigmentzellen (Pz.), Ganglienzellen (Gz.) und Nervenfasern (N.).

Die lang ausgezogenen Sehzellen sind radiär um den Hohlraum der Augenblase angeordnet. Am Grunde des Auges verlaufen sie ganz gerade. In den seitlichen Regionen der Retina sind sie dagegen mehr oder weniger gebogen, bei *L. agilis* (Fig. 2) sogar beinahe V-förmig geknickt. Besonders lang und dünn sind die Sehzellen im Auge von *A. fragilis* (Fig. 1 und 6), wo sie fadenförmig aussehen. Das Zellplasma ist sehr intensiv färbbar und zeigt manchmal eine längsstreifige Struktur. Ich vermochte in den Zellen keinerlei Gebilde zu unterscheiden, die als Stäbchen oder Fibrillen gedeutet werden konnten. Ein runder oder ovaler Kern liegt in der proximalen erweiterten Partie der Zelle. In Augen, bei denen der Durchmesserunterschied zwischen dem kernhaltigen und dem übrigen Teile der Sehzelle gering ist, wie es z. B. bei *L. agilis* (Fig. 7) der Fall ist, sind die Sehzellkerne mehr oder weniger regelmäßig in einer einfachen Reihe oder Schicht angeordnet. In der Retina von *A. fragilis* aber (Fig. 6), in der die fadenförmigen Sehzellen sehr nahe aneinander gerückt sind, beobachtet man auf Längsschnitten zwei bis drei Reihen von Sehzellkernen. Die kernhaltige Partie der Sehzelle verjüngt sich auch

proximalwärts und geht hier in einen dünnen Fortsatz über, nämlich die Nervenfaser. Aus solchen Fasern besteht die sogen. Molekularschicht der Retina. Die Sehzellen verlaufen also nicht durch

Fig. 6.

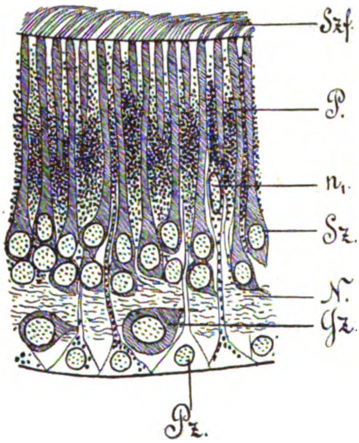


Fig. 7.

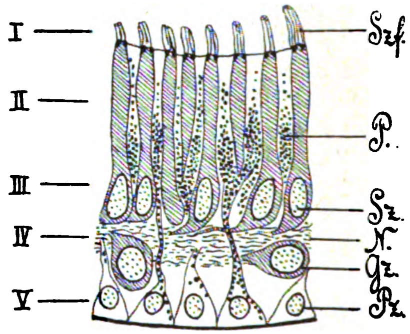
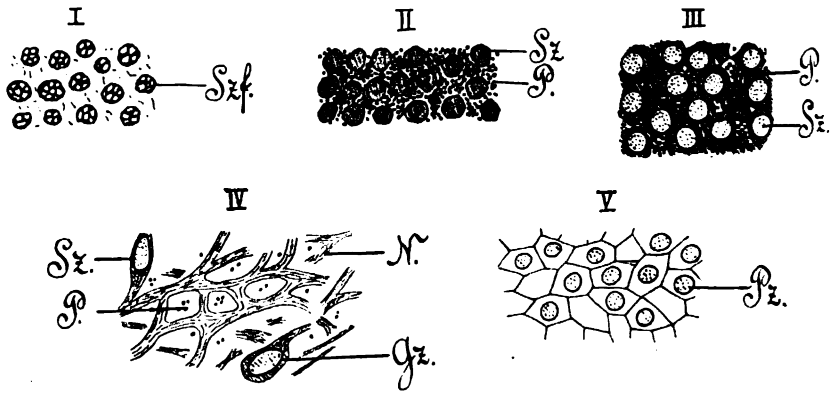


Fig 7. Längsschnitt durch die Retina des Parietalauges von *L. agilis*. Vergr. etwa 750. Buchstabenbezeichnungen wie auf Fig. 6. (Bedeutung der Zahlen I—V siehe Fig 8, I—V.)

Fig. 6. Längsschnitt durch die Retina des Parietalauges von *A. fragilis*. Vergr. etwa 750.

***Szf* = Fortsätze der Sehzellen, *Sz* = Sehzellen, *Gz* = Ganglienzelle, *Pz* = Pigmentzellen, *P* = Pigment, *N* = Nervenfasern, n_1 = der, zwischen den Sehzellen liegende, Kern einer Pigmentzelle.**

Fig. 8.



Querschnitte durch die Retina des Parietalauges von *L. agilis*. Vergr. etwa 750. Buchstabenbezeichnungen wie auf Fig. 6. (Die, den Querschnitten entsprechenden Regionen sind auf Fig. 7 durch die Striche I—V angegegen.)

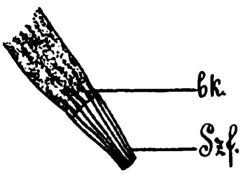
die ganze Höhe der Augenblasenwand; ihre Höhe beträgt etwa nur $^2/_3$ bis $^3/_4$ der Blasenwand.

Die distalen Enden der Sehzellen tragen je einen eigentümlichen Fortsatz (Fig. 6, 7, 8 Szf.), welcher in das Augenlumen hineinragt. Diese Fortsätze sind verschieden lang, und erinnern in ihrem

Aussehen etwas an zusammengeklebte Cilien von Flimmerzellen. Auf Fig. 9, welche das distale Ende einer Sehzelle von *Lacerta agilis* bei starker Vergrößerung darstellt, sieht man an der Basis dieser Fortsätze (Szf.) besondere, stark tingierbare Gebilde (Bk.), welche an die Basalkörperchen von Cilien erinnern und die Ähnlichkeit der Sehzellen mit Flimmerzellen noch auffallender machen. Diese Fortsätze sind, meiner Ansicht nach, keine lichtperzipierenden Teile der Sehzellen, sondern beteiligen sich zum Aufbau des Glaskörpers, worauf weiter unten näher eingegangen werden soll.

Es wurde bis jetzt gewöhnlich angenommen, dass das Retinapigment den Sehzellen selbst eingelagert sei. Aus meinen Untersuchungen ergibt sich jedoch ein anderes Verhalten. Schon auf dünneren Längsschnitten, besonders deutlich aber auf Querschnitten durch die Retina (Fig. 8, II, III) sieht man, dass die Sehzellen vollständig pigmentfrei sind. Das Pigment (P.) liegt vielmehr in den Zwischenräumen, welche, wie die Längsschnitte lehren, nichts anderes sind, als die Fortsätze besonderer Pigmentzellen (Fig. 1, 2, 6, 7 Pz.).

Fig. 9.



Längsschnitt durch die distale Partie einer Sehzelle aus einem Horizontalschnitt durch das Parietalauge von *L. agilis*. Vergr. etwa 1500. *Szf* = Fortsatz der Sehzelle, *bk* = Basalkörperchen.

Die Pigmentzellen, welche auch als Stützzellen aufgefasst werden können, verlaufen durch die ganze Dicke der Retinawand. In einer erweiterten basalen Partie der Zelle befindet sich der runde Kern, der gewöhnlich kleiner ist als die Sehzellkerne. Die kernhaltigen Basalteile der Pigmentzellen erscheinen auf Längsschnitten (Fig. 6, 7 Pz.) keil- oder birnförmig, auf Querschnitten (Fig. 8 V, Pz.) unregelmäßig polygonal und sind der Membrana limitans externa direkt aufgesetzt. Distalwärts gehen diese Basalteile in dünne fadenartige Fortsätze über, welche zwischen den Sehzellen verlaufen und letztere allseitig umgeben. Die Pigmentzellen reichen bis an die innere Grenze der Retinawand, wie es auf Fig. 1 und 2 zu sehen ist. Ich möchte dazu noch bemerken, dass der Kern nicht immer im Basalteil der Pigmentzelle liegt. Man findet nämlich öfters, wie es auf Fig. 6 dargestellt ist, dass er (n_1) sich tiefer in die innere Partie der Retina verschiebt und dort zwischen den Sehzellen liegt; dann ist er auch gewöhnlich stark in die Länge ausgezogen. An seiner Einlagerungsstelle erscheint die dünne Pigmentzelle etwas erweitert.

Die Pigmentzellen bestehen aus einem sehr schwach färbbaren Plasma; ihre Konturen sind gewöhnlich recht schwer zu unterscheiden. Das schwarzbraune körnige Pigment findet sich hauptsächlich in ihrem dünnen, zwischen den Sehzellen gelegenen Teil. Doch kommen Fälle vor, wo das Pigment auch in den basalen Partien der Zellen zu sehen ist, wie ich es auf den Fig. 6 und 7

abgebildet habe. Diese Fälle werde ich an einer anderen Stelle ausführlicher besprechen. Die Pigmentmenge variiert in Augen verschiedener Individuen einer und derselben Art. Im allgemeinen ist sie bei *A. fragilis* viel bedeutender als bei *L. agilis*. Die Enden der Pigmentzellen, welche dem Lumen der Augenblase zugewendet sind, unterscheiden sich von denen der Sehzellen durch den Mangel von Fortsätzen.

Das Pigment des Parietalauges besteht aus runden braunschwarzen Körnchen. Das sogen. weiße oder guaninhaltige Pigment, das Leydig (96, p. 265) im Parietalauge von *Lacerta* beschreibt, konnte ich nie beobachten, wohl deshalb, weil meine Präparate alle mit Säuren, welche das erwähnte Pigment auflösen, behandelt wurden.

Als dritter Bestandteil der Retina kann die sogen. Nervenfaserschicht betrachtet werden (Fig. 6, 7 N.). Diese liegt bei erwachsenen Tieren zwischen der Region der Sehzellenkerne und der der Pigmentzellenkerne und besteht aus den Fortsätzen der Sehzellen. Aus dieser Schicht entspringt der Nervenstrang, welcher das Parietalauge mit der Commissura habenularis verbindet (Fig. 1, 2 N.). Auf Längsschnitten durch die Retina sieht man in dieser Schicht meist quergetroffene Nervenfäserchen, welche punktförmig aussehen. Dieser Umstand hat die Autoren veranlasst, die Schicht als molekulär oder granulär zu bezeichnen. Ein schönes Bild des Verlaufes der Nervenfasern in dieser Lage erhält man auf geeigneten Querschnitten durch die Retina (Fig. 8 IV). Hier sieht man zahlreiche Stränge (N.), die miteinander netzartig anastomosieren. Die Anastomosen verlaufen in verschiedenen Ebenen. Dies macht das wirkliche Flächenbild der Schicht etwas verwickelter, als ich es auf Fig. 8 IV dargestellt habe, wo die Nervenfasern nur in einer Ebene gezeichnet sind. In den Zwischenräumen des Netzes findet man Pigmentkörnchen; es sind dies sehr schwach konturierte Querschnitte durch Pigmentzellen (P.).

Entweder in der mittleren Höhe dieser Nervenfaserschicht, oder dieser benachbart, liegen oft große Zellen (Fig. 1, 2, 6, 7, 8 Gz.) mit dunklem Plasma und runden oder ovalen Kernen, die in ihrer Größe sämtliche übrige Kerne der Retina übertreffen. Sie gehören zu den schon von mehreren Autoren beobachteten Ganglienzellen. Ich habe in diesen Zellen nie eine Spur von Pigment gesehen. Auf Durchschnitten findet man an den Ganglienzellen einen oder zwei Ausläufer. Ich möchte aber vermuten, dass alle diese Zellen bipolar sind, da sie in ihrem Aussehen den Ganglienzellen der sogen. inneren Körnerschicht der paarigen Augen entsprechen. Diese beiden Zellarten spielen wohl auch physiologisch eine und dieselbe Rolle, d. h. sie dienen als Vermittler bei der Reizübergabe zwischen den Sehzellen und den Nervenfasern. Die Tatsache, dass diese Ganglienzellen in viel geringerer Zahl als die Sehzellen vorhanden sind, widerspricht unserer Auffassung gar nicht, da auch in der Retina

der paarigen Augen (mit Ausnahme der Fovea centralis) zu jeder bipolaren Zelle mehrere Sehzellen gehören. Dadurch entsteht, wie bekannt, eine gewisse Konzentration der Sinneseindrücke, je weiter dieselben in der Retina vordringen[1]).

Die äußere, dem Körperintegument zugewendete Wand der Augenblase stellt eine durchsichtige **Pellucida** (Fig. 2 Pl.) dar. Bei *A. fragilis* aber (Fig. 1, L), ausnahmsweise auch bei *L. agilis* (Fig. 4), ist diese Pellucida biconvex verdickt und kann dann als Linse bezeichnet werden. Die Grenze zwischen Retina und Pellucida ist bei erwachsenen Tieren immer deutlich (Fig. 1, 2). Die von Leydig (90, p. 460) an dieser Grenze angegebenen, interzellularen Durchgänge, welche den Innenraum der Augenblase mit den das Auge umgebenden Lymphräumen verbinden sollen, hält Studnička (05, p. 136) für „Artefakte, die durch Schrumpfung der Linse resp. auch der Retina bedingt sind". Auf meinen Präparaten habe auch ich nichts von solchen Spalten beobachtet.

Histologisch besteht die Pellucida aus langen, die ganze Wand der Augenblase durchsetzenden, fadenförmigen Zellen mit kernführenden Erweiterungen und manchmal mit etwas ausgebreiteten keilförmigen inneren oder äußeren Enden. Hier und da findet man in der Pellucida außerdem noch andere, rundliche Zellen oder Zellgruppen, die jedoch von derselben Art wie die fadenförmigen Zellen zu sein scheinen. Die dem Augenlumen zugewendeten Zellenden tragen bei *L. agilis* (Fig. 2 Pl.) kurze, einen gestreiften Saum bildende Fortsätze. Im Auge von *A. fragilis* (Fig. 1, L.) dagegen sind diese Fortsätze viel länger und besitzen eine große Ähnlichkeit mit denen der Sehzellen. Ich halte es jedoch für unberechtigt, auf Grund dieser Analogie die Pellucidazellen mit Sehzellen zu identifizieren. Ich möchte vielmehr annehmen, dass die ersteren den Pigmentzellen der Retina entsprechen, und zwar aus folgenden Gründen: erstens verlaufen beide Zellarten durch die ganze Dicke der Augenblasewand; zweitens wird bei vielen Sauriern, unter anderen auch bei *A. fragilis* in den mittleren Zellen der Linse Pigment abgelagert, was, wie wir früher gesehen haben, niemals in den Sehzellen vorkommt. Die Pigmentmenge, welche, nach der Beschreibung von Spencer (86), in der Linse des *Varanus giganteus* so groß sein soll, dass dadurch das Eindringen der Lichtstrahlen zur Retina verhindert wird, bleibt bei *A. fragilis* immer sehr gering (Fig. 1).

Das ganze Lumen der Augenblase zwischen Retina und Pellucida wird durch einen **Glaskörper** (Fig. 1, 2 Gk.) erfüllt, über dessen Bau bis jetzt nur wenig sichere Angaben existieren. Man findet in ihm Gerinnungswölkchen, plasmatische Netze oder Syncytien mit Kernen.

Der Glaskörper stellt jedenfalls ein äußerst zartes Gebilde dar, und schrumpft daher beim Fixieren des Objektes meistens

1) Genaueres darüber in: Graefe-Saemisch. Handbuch der gesamten Augenheilkunde. Leipzig, 22. Lieferung, p. 197.

sehr stark. An einigen, besonders gut gelungenen Präparaten konnte ich jedoch seinen Aufbau ziemlich genau verfolgen. Er besteht nämlich sowohl bei *L. agilis* als auch bei *A. fragilis*, gewöhnlich aus dreierlei Elementen: 1. Fortsätzen der Pellucidazellen, 2. Fortsätzen der Sehzellen und 3. einigen verästelten Zellen, deren Ausläufer miteinander anastomosieren und auf diese Weise ein Netzwerk bilden.

Im Auge der *L. agilis* sind die erstgenannten Elemente sehr schwach entwickelt. Sie bilden auf Längsschnitten des Auges (Fig. 2) einen gestreiften Saum an der inneren Seite der Pellucida. An der Basis dieser Fortsätze befinden sich dunkelfärbbare Körperchen, wie in den Sehzellen, wodurch eine gewisse Ähnlichkeit dieser Bildungen mit Cilien, andererseits aber auch mit dem sogen. Basalsaum des Darmepithels einiger wirbelloser Tiere[1]) entsteht.

Die Fortsätze der Sehzellen haben denselben Bau, doch sind sie mächtiger ausgebildet als die der Pellucidazellen. Die Sehzellen sind, wie schon oben beschrieben werde, durch Pigmentzellen voneinander getrennt, deswegen bilden auch ihre Fortsätze keinen zusammenhängenden Saum. Jeder zu einer Zelle gehörige Fortsatz besteht aus einigen, scheinbar homogenen Fasern, was man sowohl auf Längs- (Fig. 7 Szf.) als auch auf Querschnitten (Fig. 8 I) beobachten kann. Die, an der Peripherie der Retina gelegenen, Sehzellen besitzen ziemlich lange Fortsätze, welche in den Hohlraum der Augenblase hineinragen. Die Fortsätze der mittleren Sehzellen sind dagegen sehr kurz, was wohl damit in Zusammenhang steht, dass diese Zellen besser als die übrigen der Lichtperzeption angepasst sind.

Die, im Glaskörper (Fig. 2 Gk.) auftretenden, verästelten Zellen enthalten stark färbbares Plasma, dessen Tinktionsweise an die der Seh- und Pellucidazellen erinnert. Die Verzweigungen und Anastomosen dieser Glaskörperzellen treten mit den oben beschriebenen Zellfortsätzen in Verbindung und durchsetzen mehr oder weniger das ganze Lumen des Auges. Sie sehen dem, das Auge umgebenden Bindegewebe sehr ähnlich aus, färben sich jedoch, wie gesagt, mit Mallory nicht blau, wie das Bindegewebe, sondern violett, wie die Seh- und Pellucidazellen. Im Glaskörper der Seitenaugen existieren, wie bekannt, auch zellige Elemente. Diese dringen in das Auge von außen ein und sind mesodermaler Herkunft. Da das Parietalauge aber eine primäre Blase darstellt, welche im Laufe der Entwickelung von ihrer Umgebung total abgeschlossen bleibt, halte ich die Annahme für wahrscheinlicher, dass die Glaskörperzellen hier von der Blasenwand selbst (entweder von der Retina oder der Pellucida) geliefert werden.

In der Mitte des beschriebenen Netzwerkes finde ich in den Augen

1) Ich habe einen solchen Basalsaum auch im Darme von *Limnadia* beobachtet. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 78, p. 597.

einiger, von mir untersuchter Lacerten einen Hohlraum, der während des Lebens wahrscheinlich mit Flüssigkeit gefüllt war. Auf Präparaten (Fig. 2) sieht man in demselben ein schwach färbbares Gerinnsel.

Ein solches Gerinnsel fehlte dagegen den sämtlichen von mir untersuchten Parietalaugen von *A. fragilis* (Fig. 1, Gk.). Der Glaskörper ist hier überhaupt etwas anders als bei *L. agilis* gebaut. Bei seiner Bildung spielen die Zellenfortsätze eine viel bedeutendere Rolle. Die Fortsätze der Linsenzellen ragen weit in den Hohlraum des Auges hinein; die der peripheren Retinazellen sind sehr lang, reichen beinah bis zum Mittelpunkt der Augenblase und laufen etwa parallel der Retinafläche. Nur die im Augengrunde gelegenen, Sehzellen besitzen ganz kurze Fortsätze, ebenso wie es auch bei *L. agilis* der Fall ist. Der übrige, von allen diesen Fasern freibleibende Teil der Augenkammer von *A. fragilis* wird von einigen Zellen und deren anastomosierenden Ausläufern erfüllt.

Ich möchte dazu noch bemerken, dass auch in den paarigen Augen der Cranioten der Glaskörper wie die neueren Untersuchungen von Rabl[1]), Kölliker[2]) u. a. gezeigt haben, vorwiegend aus faserigen Zellfortsätzen der Retina hervorgeht. Diese Fortsätze unterscheiden sich jedoch von den des Parietalauges dadurch, dass sie sich in der sekundären Augenblase befinden, also von der ursprünglichen Außenfläche der primären Blasenwand entspringen, und ferner nicht von den Sehzellen, wie im Parietalauge, sondern von den Müller'schen Stützzellen ihren Ursprung nehmen.

Auf Grund seiner histologischen Untersuchungen kommt Spencer (86) zum Schlusse, das das Parietalauge der Saurier als ein rudimentäres Organ aufgefasst werden müsse. Diese Ansicht wurde bis zur jüngsten Zeit auch von anderen Autoren geteilt. „Ziemlich allgemein wird angenommen," schreibt Gaupp im Jahre 1897: „dass das Parietalorgan jetzt nicht mehr als nervöses Organ funktioniere, und die Tatsache, dass der Nerv schon embryonal wieder zugrunde geht, ist nicht gerade sehr ermutigend zur Anstellung diesbezüglicher experimenteller Untersuchungen" [1]). Nur in der neuesten Zeit sind einige, dieser Auffassung widersprechende Angaben erschienen, wie z. B. die oben (p. 368) angeführte Beobachtung von Studnička über das Vorhandensein eines Parietalnerven bei erwachsenen *Lacerta agilis*.

Wenn ich meine Untersuchungen über die Histologie des Parietalauges zusammenfasse, so komme ich zum Resultat, dass

1) C. Rabl. Zur Frage nach der Entwickelung des Glaskörpers. Anat. Anzeig. Bd. 22, 1903.

2) A. Kölliker. Über die Entwickelung und Bedeutung des Glaskörpers. Anat. Anzeig. Bd. 23, Ergänz. 1903.

3) E. Gaupp. Zirbel, Parietalorgan und Paraphysis. Ergebnisse der Anat. und Entwickelungsgesch. Bd. 7, p. 267.

der ganze Bau des Organs eine unverkennbare Beziehung zur Rezeption von Lichtstrahlen zeigt. Die von mir untersuchten, erwachsenen Tiere besitzen einen, das Auge mit dem Gehirn verbindenden Nerv. Die Retina zeigt einen hohen Grad der Vollkommenheit, indem in ihrem Aufbau drei Arten von Zellen vorkommen. Nicht ohne Interesse ist auch die Tatsache, dass die Hauptmasse der Pigmentzellen mit ihren Kernen unterhalb der eigentlichen Retina liegt und nur feine Fortsätze in die Räume zwischen den Sehzellen eindringen. Dadurch wird die, den einfallenden Lichtstrahlen zugewendete Seite der Retinawand beinah ausschließlich durch phothorezipierende Elemente besetzt. Der Glaskörper besitzt, wie wir oben gesehen haben, in seinem Bau eine gewisse Ähnlichkeit mit dem der hoch organisierten paarigen Augen der Cranioten. Die geringe Pigmentmenge, welche wir in der Linse von *A. fragilis* antreffen, ist jedenfalls nicht imstande, das Eindringen von Lichtstrahlen in das Auge zu verhindern. Wenn wir dazu noch die bekannte durchsichtige Beschaffenheit der sogen. Cornea (d. h. des pigmentfreien Integuments über dem Auge) in Betracht ziehen, so wird es kaum möglich sein, das Parietalauge von *L. agilis* und *A. fragilis* für ein vollkommen rudimentäres Organ zu halten.

Diese Ergebnisse der histologischen Untersuchung haben mich veranlasst, das Parietalorgan auch physiologisch zu prüfen. Von früheren Forschern hat, soweit mir bekannt ist, nur Spencer (86) physiologische Versuche an den Parietalaugen der Eidechsen vorgenommen. Er richtete plötzlich einen starken Lichtstrahl gegen das Parietalorgan der Eidechse, deren seitliche Augen verschlossen waren. Darauf reagierte das Tier gar nicht. Ebenso blieb aber die Eidechse auch ganz bewegungslos, wenn ihre paarigen Augen einer unerwarteten Beleuchtung unterworfen wurden. Aus diesem Experiment war also unmöglich irgend einen Schluss in bezug auf die Funktionsfähigkeit des Organs zu ziehen.

Ich habe auch verschiedene Lichteinwirkungen auf Eidechsen versucht, aber mit demselben negativen Resultat. Beim wiederholten Anzünden und Auslöschen einer elektrischen Lampe in der Dunkelkammer verhielten sich die Tiere vollkommen ruhig im Terrarium. Sogar das Anbrennen von Magnesiumdraht ganz in der Nähe des Terrariums rief keine sichtbaren Bewegungen der Tiere hervor.

Nach diesem Misserfolg versuchte ich, irgend welche Resultate der Lichteinwirkung auf das Parietalauge mikroskopisch nachzuweisen. Zu diesem Zweck habe ich zu gleicher Zeit und unter gleichen übrigen Bedingungen Individuen von *L. agilis* und *A. fragilis* konserviert, von welchen einige etwa 2—3 Stunden vorher in absoluter Dunkelheit, die anderen in vollem Sonnenlicht aufbewahrt

waren. Beim Studium der Schnitte durch die Parietalaugen solcher Tiere konnte ich Unterschiede in der Pigmentverteilung nachweisen. Auf Fig. 1 und 2 sind die im Licht konservierten Augen dargestellt. Hier sieht man, dass die Pigmentkörnchen sich vorwiegend in den innersten Partien der Pigmentzellen, also zunächst dem Augenlumen, befinden. Auf diese Weise schützen sie wohl die distalen Teile der Sehzellen vor einer zu starken und diffusen Belichtung. Dasselbe Verhalten des Pigments treffen wir auch auf Fig. 8, wo Querschnitte durch die belichtete Retina von *L. agilis* dargestellt sind.

Ein anderes Bild erhalten wir auf Schnitten durch die dunkel konservierte Retina (Fig. 6 und 7). Hier ist die innerste Retinaschicht pigmentfrei; die Sehzellen sind also den Lichtstrahlen in vollem Maße ausgesetzt. Das Pigment (P.) verschiebt sich dabei hauptsächlich in die mittlere Region der Pigmentzellen, zum Teil auch in die äußeren kernführenden Erweiterungen der Pigmentzellen.

Unabhängig von dem Interesse dieser Beobachtungen für die Beurteilung der Funktionsfähigkeit des Parietalauges ist das Fixieren im Licht und in der Dunkelheit auch vom Standpunkt der mikroskopischen Technik von Nutzen. Bei Anwendung dieser Methode nämlich war es nicht notwendig, die Präparate zu entpigmentieren. Auf den Schnitten durch die im Licht konservierte Retina konnte ich die kernhaltigen Partien der Sehzellen studieren; Schnitte dagegen durch die dunkel konservierte Retina zeigten mit großer Deutlichkeit distale Sehzellregionen.

Gleichzeitig mit diesen Pigmentverschiebungen in der Retina verfolgte ich auch das Verhalten des Pigments einerseits in den paarigen Augen, andererseits in der Haut der hell und dunkel konservierten Tiere. In den paarigen Augen waren Differenzen der Pigmentverteilung ganz deutlich zu sehen, entsprechend den Bildern, welche Engelmann[1]) in der belichteten und verdunkelten Froschretina beobachtet hatte. Dagegen bin ich nicht imstande gewesen, irgend welchen Einfluss des Lichtes auf die Chromatophoren der Haut von *L. agilis* und *A. fragilis* nachzuweisen.

Ich habe schon bei Besprechung der Histologie des Parietalauges auf seine Beziehungen zur Lichtrezeption hingewiesen. Die Pigmentwanderungen zeigen noch eine weitere Anpassung dieser Art und zwar speziell zur Regulierung der Intensität des Lichts. Diese Tatsache, ebenso wie die Analogie des Pigmentverhaltens im parietalen und in den paarigen Augen bilden eine wesentliche Bestätigung für meine oben ausgesprochene Auffassung, dass das Parietalauge von *L. agilis* und *A. fragilis* auch im erwachsenen Zustande noch als lichtempfindliches Organ funktioniert.

---

1) Engelmann. Über Bewegungen der Zapfen und des Pigments der Netzhaut unter dem Einfluss des Lichtes und des Nervensystems. Archiv f. gesamt. Physiologie Bd. 35, 1885.

Die vorliegende Arbeit wurde im Zoologischen Institut zu Heidelberg ausgeführt. Ich sage den Herren Geheimrat Prof. O. Bütschli und Prof. A. Schuberg für ihre freundliche Hilfe meinen herzlichsten Dank.

Heidelberg, im Dezember 1906.

M. Samter. Das Messen toter und lebender Fische zur Feststellung von Rassenunterschieden.

Archiv f. Hydrobiologie und Planktonkunde. II. 2.

Vf. berichtet über ein neues optisches Verfahren, mittels dessen sehr genaue Messungen an Fischen und anderen größeren Organismen mit Leichtigkeit ausgeführt werden können. Die Methode ist namentlich für die Zoologen völlig neu. Die von Samter ausgeführten Experimente fallen in das Gebiet der Körpermessungen. Im besonderen hat er sich die Aufgabe gestellt, Messungen an solchen Organismen auszuführen, die im natürlichen Zustande eine mehr oder weniger geringe Festigkeit besitzen und darum der Messung mit mechanischen Messwerkzeugen weniger zugänglich sind.

Mit dem Ziele, auch weiche Tierkörper mit möglichster Genauigkeit zu messen und die Messungen bei systematischen Arbeiten (z. B. behufs Feststellung von Rassenunterschieden) auf eine unbeschränkte Anzahl von Individuen ausdehnen zu können, wendet sich die Publikation zur Photogrammetrie, d. h. zur Messung mittels photographisch hergestellter Messbilder von den zu messenden Organismen. Biologie und Systematik sind daher an der Frage nach den Ergebnissen dieser neuen Messmethode gleichmäßig interessiert.

Es werden nun in der vorliegenden Abhandlung nicht etwa Vorschläge gemacht, auf welche Art man zoologische Objekte auf Grund ihrer photographischen Bilder messen könnte, sondern es wird zum ersten Male an konkreten Beispielen (und zwar an der Hand von Fischaufnahmen) die photographische Messmethode, sowie ihre Resultate und der Wert dargelegt, den sie für den Systematiker sowohl wie für den Biologen erlangen kann. Es geschieht dies dadurch, dass die Messungen sowohl am toten wie am lebenden Fisch zur Ausführung kommen.

Es wurden Fische gemessen, weil der Fischkörper unter den weichen tierischen Organismen noch eine gewisse Festigkeit besitzt und demgemäß für mechanische Messungen ein noch ziemlich günstiges Objekt darstellt; außerdem sollte von vornherein der besondere Fall der Aufnahme von Organismen im Wasser zum Zwecke der Messung behandelt werden.

Um einen Maßstab für die Wertabschätzung der photographischen Messung zu gewinnen, muss zuerst die höchste erreichbare Genauigkeit bei der direkten Messung mittels mechanischen Messwerkzeuges gefunden werden. Aus den hierüber angestellten Versuchen hat sich folgendes ergeben: Bei der mechanischen Messung, die im Gegensatze zur Photogrammetrie sich nur am toten Fisch

ausführen lässt, ist mit einem Fehler bis zu 2% zu rechnen. Es wird dann im einzelnen die Quelle dieser Fehler festgestellt. Nachdem kurz auf die Schrumpfungsdifferenz infolge verschiedenen Feuchtigkeitsgehaltes oder des verschiedenen Härtungsgrades bei der Alkoholkonservierung hingewiesen worden ist, wird an einzelnen Beispielen die Bedeutung dargetan, welche die Lage des Messobjekts bei der Messung für das sich ergebende Resultat besitzt. Da aber bei größeren Mengen gehärteten Materials die Lage desselben nicht mehr nach Belieben zu regulieren ist, weil das Alkoholmaterial in derjenigen Lage erhärtet, die es durch die Lagerung erhält, so wird schon allein aus diesem Grunde die Härtung am Weichkörper zum Zwecke einer völlig exakten Messung illusorisch.

Die durch eine, wenn auch scheinbar natürliche, so doch immerhin willkürliche Lagerung hervorgerufene Fehlergröße steigt bei Fischmessungen sogar bis zu 5% Hieraus folgt die Notwendigkeit einer Orientierung des Objekts vor der Messung. Die Messpunkte müssen in ihrer gegenseitigen Lage nach irgendeinem für alle Messungen gültigen Grundsatze orientiert sein. Mit einer einfach konstruierten Vorrichtung sucht der Vf. zunächst diese Bedingungen zu erfüllen. So wird beispielsweise *Leuciscus idus* (der Aland), um dessen Messung es sich etwa handelt, in eine derartige Lage gebracht, dass sich einerseits durch die Spitze der Schnauze, die Mitte des Auges und die letzte Schuppe der Seitenlinie eine Gerade ziehen lässt, und dass andererseits Schnauzenspitze, Rücken- und Schwanzflosse in die Symmetrieebene des Fisches zu liegen kommen.

Werden nun am Fischkörper die Endpunkte der zu messenden Strecken durch feine Nadeln markiert, und wird der Fisch alsdann nach dem eingeführten Prinzip mittels des Orientierungsbrettes in die gehörige Lage gebracht, um ihn mit einem exakt funktionierenden Messinstrument zu messen, dann ergeben zwei Messungen desselben Fischindividuums verschiedene Messwerte für die gleichen Strecken, sobald vor der zweiten Messung eine Neuorientierung des nämlichen Fisches stattfindet. Und zwar zeigen sich bei einer solchen wiederholten Orientierung Differenzen bis 1%, fehlt die Markierung der Messpunkte aber, dann steigt die Differenz bis 3%. Mit anderen Worten heisst das: Ein toter Fisch lässt sich nicht leicht zweimal in genau dieselbe Lage bringen. Aus diesem Grunde ist aber auch der tote Fisch, selbst mit sehr feinen Messinstrumenten, nur mit einer Genauigkeitsdifferenz von 2% versehen. Von diesem Gesichtspunkte aus wären nun die Resultate der Photogrammetrie, die Vf. erhalten hat, zu beurteilen.

Dr. S. erläutert sodann zunächst das Wesen dieses neueren Messverfahrens und auch in Kürze die ältere Art der photographischen Messmethode. Mit Hilfe zahlreicher mathematischer Figuren kommt alsdann der Vf. zu seinen eigenen beiden photographischen Methoden, mit welchen er zum ersten Male Messversuche an lebenden und toten Fischen vorgenommen hat. Diese Versuche werden durch mehrere in den Text aufgenommene Messbilder von lebenden Fischen illustriert.

In der anzuwendenden photographischen Kamera muss die

optische Achse auf der photographischen Platte senkrecht stehen. Zu diesem Zwecke werden der Kamera feste Wände gegeben und die photographische Platte unbeweglich in der Kamera fixiert. Um Messbilder zu bekommen, wird derselbe Gegenstand von zwei verschiedenen Standpunkten her aufgenommen. Handelt es sich um ein lebendes Objekt, dann ist dieses durch zwei gleichzeitige Aufnahmen, und zwar am einfachsten mit einer Stereokamera zu erreichen; oder aber dadurch, dass man mit einem Objektiv nur eine Aufnahme von dem Gegenstande macht und die zweite durch ein gleichzeitig aufgenommenes Spiegelbild des nämlichen Objekts ersetzt. Der hierzu erforderliche Spiegel muss unter einem Winkel von 45° über dem Objekt im Aquarium angebracht sein. Außerdem soll die optische Achse in der horizontalen liegen und in derselben Ebene ein Maßstab so angebracht sein, dass er im Spiegel mit zur Abbildung gelangt.

Die Stereoaufnahme erfordert zwei identische Objektive, d. h. beide müssen das Objekt in genau denselben Größenverhältnissen darstellen; außerdem ist für die Ausmessung der Stereonegative ein Stereometer erforderlich, welches die optische Werkstätte von C. Zeiß in Jena herstellt. Zur Aufnahme mittels Spiegels und ihre Vermessung ist ein guter Spiegel und ein Mikroskop mit Kreuzschlitten notwendig. Nach der ausführlichen Darstellung der Aufnahme und der Berechnung und an der Aufnahme eines starren Metallgebildes findet eine Prüfung der beiden Methoden statt. Das Resultat der Spiegelaufnahme zeigt als höchste Fehlergrenze 0,03%; das Ergebnis der Stereoaufnahme 0,5%.

Um lebende Fische für die Aufnahme in die nötige Lage zu bringen, kommt eine einfache Vorrichtung zur Anwendung, und der Vf. hebt wiederholt hervor, dass sich die aufzunehmenden lebenden Fische längere Zeit in der gewünschten Situation halten lassen. Sobald nun ein Fisch lebend und tot photographisch abgebildet wird, kommt zum ersten Male die Formdifferenz zwischen dem lebendigen und dem toten Objekt zahlenmäßig zum Ausdruck. Alsdann aber wird auch vor allem die Genauigkeit ersichtlich, mit der lebende Fische nach ihrer Photographie messbar sind. Es hat sich gezeigt, dass nach wiederholten Messungen eines und desselben lebenden Fisches selbst nach größeren Zeitintervallen die höchste Abweichung in den Messwerten einer und derselben Strecke noch unter 0,5% liegt. Demzufolge wären Differenzen bis zu dieser Grenze bei Untersuchungen von Rassenbildungen noch in Betracht zu ziehen.

War diesem Resultat gegenüber die Messung am toten Objekt mittels mechanischer Messinstrumente im günstigsten Fall nur mit einer Fehlergrenze von 2% ausführbar, so dürfte sich die Messung mittels der Photographie um so mehr, als sie auch beim lebenden Objekt mit größerer Genauigkeit anwendbar ist, den ihr gebührenden Platz in der zoologischen Messtechnik bald erringen.

Dr. Otto Zacharias (Plön).

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der kgl. bayer. Hof- u. Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig
Professor der Botanik Professor der Zoologie
in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal
Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

XXVII. Bd. 1. Juli 1907. № 14.

Über Individuation.

Von Eugen Schultz (St. Petersburg).

Wenn ich vorliegende gelegentlich gehaltene Vorlesung veröffentliche, geschieht es nicht, um einige neue Gründe gegen die Zellenlehre anzuführen, sondern um auf den Zusammenhang dieser Lehre mit der Individuationsfrage als solcher hinzuweisen, in welcher Form sie auch auftreten mag. Es ist eigentlich eine Frage der Methode vor allem, aber auch, da sie uns in jedem Gebiete entgegentritt, in Psychologie, Anatomie, Physiologie, in Politik und Ethik, eine Frage der Weltanschauung.

Die erste reelle Grundlage für eine Erklärung eines lebenden Organismus aus den Eigenschaften mehr oder weniger gleicher kleinerer Teile war die Entdeckung der Zelle. Seitdem ist die Wissenschaft auf diesem Wege weiter und weiter gegangen, man zerlegte die Zelle selbst in noch kleinere Lebenseinheiten, die man bald Bionten, bald Granula, Gemmarien oder auch anders benannte, je nach den Eigenschaften, die ihnen beigelegt wurden. Andererseits ließ man die Zellen sich zu Geweben, Organen, Metameren, Kolonien oder Staaten stufenweise assoziieren. Alles Lebendige wurde zu einer Verbindung oder Assoziation kleinerer Lebenseinheiten, wie eine chemische Verbindung aus Molekülen und Atomen hervorgegangen gedacht wird, und wie die chemische Verbindung aus ihren Molekülen und Atomen erklärlich ist, so musste

die höhere Lebenseinheit aus ihren kleineren Lebenseinheiten erklärlich werden. Ja man fand bei strenger anatomischer oder psychologischer Analyse das Band, welches die Lebenseinheiten zu einem Organismus vereinigte, so locker, dass man die Individualität und Einheit des Ganzen leugnete, wie es noch unlängst in einem Buche Le Dantec's geschah, welches den bezeichnenden Titel: „L'individualisme et l'erreur individualiste“ trägt[1]). In der Psychologie hat dieselbe Zersplitterungstheorie, wie ich das Bestreben, das Ganze aus den Eigenschaften einförmigerer Teile zu erklären, nennen will, zu der geistreichen Lehre Mach's von den Empfindungskomplexen geführt; in der Hybridationslehre Mendel's zu der Auflösung des Individuums in eine Summe von selbständigen Eigenschaften, so dass nach de Vries die Lebewesen zu bloßen Trägern dieser Eigenschaften werden. Die Beseitigung des Individualismus wurde das eigentliche Ziel des Materialismus. Es ist eine Schwachheit der menschlichen Natur, dass sie glaubt, schon die Erklärbarkeit erreicht zu haben, wenn sie den Stoff auf ein Minimum reduziert und zeitlich einen Prozess auf den ersten Anfang zurücksetzt. Der Widerspruch zwischen Vielheit und Einheit bleibt aber doch bestehen, ja es ist, wie Lange richtig bemerkt, eine Eigentümlichkeit des menschlichen Denkens.

Wie sollen wir nun aus diesem Dilemma herauskommen, oder wie haben wir uns wenigstens in Fragen des organischen Lebens ihm gegenüber zu verhalten? Inwieweit ist alles Lebendige Eins, inwieweit ein Vieles?

Sehen wir nun ganz im allgemeinen, was wir von einer Zurückführung des Individuums auf seine Einzelteile an Erklärbarkeit gewinnen, und vergleichen wir zu diesem Zwecke die Resultate der Zellenlehre mit der Atomenlehre. Letztere ist bekanntlich der eigentliche Lichtträger im Gebiete der Chemie geworden und ist durchaus fruchtbar gewesen; auch die Zellenlehre ist es gewesen. Dieses allein ist aber natürlich kein Beweis für die Richtigkeit ihrer Grundideen. Auch die Astrologie und Alchemie waren fruchtbar an bleibenden Resultaten, ja legten die eigentlichen faktischen Gründe einer wissenschaftlichen Astronomie und Chemie.

Die Existenz der Zellen ist unzweifelhaft. Dass alle Organismen aus einer oder vielen Zellen bestehen, ist ein Faktum und keine

1) Le Dantec geht davon aus, dass das Individuum sich zeitlich verändert und legt seiner Untersuchung den Satz Pascal's zugrunde: „Le temps guérit les douleurs et les querelles, parcequon change on n'est plus la même personne.“ Diese Ansicht wäre nur die Durchführung des viel konsequenteren heraklitischen Satzes: „πάντα ῥεῖ.“ Mit demselben Rechte könnten wir auch gegen die Identität jeglicher Gegenstände schon nach dem geringsten Zeitraume sprechen. Unsere eigene Individualität aber wird schon dadurch bewiesen, dass wir den gestrigen Mond mit dem heutigen identifizieren.

Theorie. Die Zellentheorie, soll sie eine Theorie sein, muss mehr lehren und lehrt auch mehr. Sie müsste erstens, gleich der Atomenlehre, qualitative Unterschiede auf quantitative zurückführen können und zweitens Differenzierung und Eigenart aus den Gesetzen der Assoziation selbst herleiten.

Was den ersten Punkt betrifft, so hat er zur Bedingung, dass wir in den Zellen gleiche Einheiten oder wenigstens eine verhältnismäßig geringe Zahl von verschiedenen Einheiten erschließen könnten, wie wir es in der Chemie mit den Atomen tun. In der Biologie hingegen sind die Zellen unendlich mannigfach, nicht nur die Zellen verschiedener Organe desselben Lebewesens sind verschieden, sondern auch die Zellen desselben Organes bei verschiedenen Tieren. Die Zelle trägt Merkmale ihrer Art, ja ihres Individuums. Wir müssen also zu kleineren Einheiten hinuntersteigen. Diese (Granula, Bionten, Gemmarien etc.) sind ganz hypothetisch und erklären uns nichts, was wir nicht früher ihnen zugeschrieben hätten. Wir müssen also auch hier bis zur Atomlehre durchdringen, doch diese erklärt fürs erste in rein biologischen Fragen gar nichts.

Was den zweiten Punkt betrifft, so müsste nach ihm der Organismus der höheren Tiere und Pflanzen durch Assoziation von Zellen und höheren Assoziationseinheiten entstanden gedacht werden. Alle organische Form und Funktion müsste durch die Gesetze der Assoziation erklärt werden können, wie die Verbindungen der Chemie durch das Gesetz der Wahlverwandtschaften, Biologie müsste zu Soziologie werden. Wir werden gleich sehen, dass die Theorie des Polyzoismus selbst einer schärferen Kritik nicht widerstehen kann.

Somit erreicht die Zellenlehre nicht im mindesten die Reinheit, welche dieses Prinzip in der Atomenlehre der Chemie offenbart. Und doch ist die Atomenlehre selbst methodologisch nicht einwandsfrei. In der Physik vor allem können die Atome keine Eigenschaften der Körper erklären, die man nicht in sie gelegt hätte. Man sieht sich in letzter Zeit gezwungen, Unteratome anzunehmen, aber so hätten „wir jenen ins Unendliche verlaufenden Prozess, bei dem sich der Verstand so wenig beruhigen kann, als er ihm auszuweichen vermag“ (Lange). „Wahrhaft, d. h. dem Begriffe nach unteilbar, kann nur ein zusammengesetztes Wesen sein, dessen Teile sich so vollständig ergänzen, dass seine Teilung zugleich eine Zerstörung ist . . . das Individuum, der Kristall, die Pflanze, das Tier, der Organismus der ganzen Natur sind die wahren Atome“ (Wiegand).

Dasselbe Prinzip, dieselbe Zersplitterungstheorie hat sich an der Vererbungsfrage versucht, auch hier hat sie die kleinsten Teile zu Trägern der Eigenschaften des Ganzen gemacht. Die Verdienste der Weismann'schen Theorie und deren anregenden Einfluss verkennen wir nicht; auch hier ist der Irrtum der Träger

des Fortschrittes gewesen. Wir wollen hier nicht alles anführen, was man schon so oft gegen die Individualität der Chromosomen etc. angeführt hat — und gegen diese ganze Personifizierung abstrakter Vorstellungen. An Erklärlichkeit gewinnen wir doch mit der Annahme von Determinanten nichts.

Doch lassen wir diese allgemeinen Betrachtungen, die sich weit ausspinnen ließen, und sehen wir, wie weit sich diese Zersplitterungsmethode in der Zoologie bewährt hat.

Haeckel formuliert das Organ als ein „zusammengesetztes Produkt aus der staatlichen Verbindung und der Arbeitsteilung von sehr zahlreichen, kleinen organischen Individuen. Diese elementaren Individuen werden allgemein als Zellen bezeichnet". Danach ist das Organ also ein Resultat staatlicher Verbindung. „Die scheinbare Lebenseinheit jedes vielzelligen Organismus, sagt er weiter, ist ebenso, wie die politische Einheit jedes menschlichen Staates, das zusammengesetzte Resultat aus der Verbindung und Arbeitsteilung der kleinen Staatsbürger."

Gegen eine solche Fassung der Zellenlehre und gegen einzelne Teile derselben ist schon eine Reihe von Forschern aufgetreten, so Ihering, Sedgwick, Whitman, Delage, Heidenhain u. a.

Es ergibt sich vor allem, dass die Differenzierung des Organismus, also die Arbeitsteilung, keine Folge der Assoziation ist, sondern auch ohne eine solche im Organismus vor sich gehen kann. Wir haben nämlich Fälle von Differenzierung und anfänglicher Entwickelung von Metazoen ohne Zellteilung. Ätherisierte Eier von Seeigeln teilen ihre Kerne nach Wilson, ohne dass Zellen entstehen; es entstehen Syncytien mit 64 Kernen. Diese Syncytien können sich auf dem Stadium von 4—16 Kernen noch nachträglich furchen. Die anfängliche Entwickelung also verläuft normal auch ohne Zellbildung. Nicht die Zellen bilden den Organismus, sondern der Organismus die Zellen. Bei Einwirkung von KCl entwickeln sich Eier von *Chaetopterus* nach Lillie ohne Teilung, wir bekommen eine Trochophora mit Wimperringen und ziemlich typischer Außenschicht mit dotterreichem Endoplasma, ohne dass das ganze Gebilde in Zellen zerteilt worden wäre. Wir sehen hier keinen typischen Unterschied zwischen zellulären und nicht zellulären Gebilden. Ein solcher existiert wohl auch kaum zwischen interzellulären und intrazellulären Nephridialkanälen, worauf schon Whitman hingewiesen hat. Dasselbe Organ also kann durch Zellteilung, also nach Anschauung der Polyzoisten durch Assoziationsarbeit oder auch ohne eine solche Assoziation vor sich gehen.

Eigentümlich und vom gewöhnlichen Standpunkte der Zellentheorie unerklärlich ist die Bildung vielzelliger Embryonen im Innern einer Zelle bei Dicyemiden.

Der fertige Organismus wäre nach der Zellentheorie dem Ei

gegenüber eine Assoziation der Nachkommen dieser ersten Zelle. Nun aber offenbart sich immer mehr durch die Arbeiten der letzten Zeit, dass das Ei von Beginn an gerichtet ist, dass eine enge Beziehung zwischen Ei und Endprodukt besteht, und zwar nicht in der Weise, dass das Ei durch Furchung zuerst ein indifferentes Material von gleichen Zellen liefert, die sich nachher durch Assoziation und Arbeitsteilung spezialisieren, sondern in der Weise, dass der reife Organismus nur die weiter ausgebaute Individualität des Eies ist. Das Ei ist derselbe Organismus, wie der vielzellige gereifte. Die Individualität des Eies ist identisch mit derjenigen des fertigen Tieres.

Whitman sagt mit Recht „we are so captured with the personality of the cell, that we habitually draw a boundary-line around it“. Auf dieser Vorstellung konnte die Mosaiktheorie entstehen, denn bei ihr wird jede Lokalisation leicht. Wir sind so gewöhnt, aus Ziegelsteinen sich Gebäude erheben zu sehen, dass wir die Gestaltbildung mit Hilfe von Würfeln wohl begreifen. Anders aber steht es mit der Formbildung und Lokalisation von Hyphenpilzen, wo die Zellen zu Fäden ausgezogen sind und dieser wilde Fadenknäuel so typische Gebilde, wie die verschiedenen Arten von Hutpilzen schafft. Die Mosaiktheorie und die Zellentheorie helfen hier wenig. Mehr noch beweist der interessante Versuch Noll's an *Bryopsis*, wo für die Differenzierung es vollkommen gleichgültig ist, ob der betreffende Bezirk der Pflanze ein- oder mehrkernig ist und wo die ganze Differenzierung von Zell- oder Kernteilung ganz unabhängig ist.

Unerklärlich ist vom Standpunkte der Zellentheorie die Übereinstimmung, welche zwischen den einzelligen Tieren und den vielzelligen als Ganzes betrachtet herrscht, so die Ähnlichkeit zwischen Organen und Organellen, zwischen dem Bau der Muskelfasern der Metazoen und den Muskelfibrillen der Infusorien. Es ist durch eine Reihe von Beobachtungen und Experimenten neuester Zeit festgestellt, dass die Größe eines Metazoons der Zahl der Zellen, nicht der Größe derselben proportionell ist. Lassen wir ein Metazoon, z. B. eine *Planarie* oder *Hydra* hungern, so verkleinern sie sich bis zu $^1/_{10}$ der ursprünglichen Größe, doch geschieht diese Verkleinerung auf Kosten der Zahl der Zellen, nicht ihrer Größe. Lassen wir ein Protozoon hungern, so wird auch dieses kleiner — also die Zelle. Die Proportionalität der Teile wird aber auch hier, ebenso wie bei Metazoen, festgehalten, ebenso wie sie sich auch bei der Regeneration offenbart, doch wird diese Proportionalität auf verschiedenen Wegen erzielt, die beständigen Einheiten sind eben hier verschieden. Mit Recht bemerkt Morgan am Schlusse seines Buches über Regeneration, dass Regeneration und Entwickelung verständlicher werden, wenn man auf den Organismus

als auf ein Ganzes, als vom Standpunkte einer Zersplitterungstheorie, ähnlich der Zellenlehre sieht.

Besonders verhängnisvoll scheint die Zellenlehre für die Vererbungstheorie geworden zu sein. Je mehr man die Eizelle vom Ganzen löst, um so künstlicher werden unsere Erklärungen der Vererbung sein. Nun scheinen aber doch, trotz Weismann, somatische funktionelle Vererbungen vererbbar zu sein. Nach Standfuß und Fischer werden Veränderungen, die bei Schmetterlingen durch Wärme oder Kälte hervorgerufen werden, auch auf die nächste Generation, selbst wenn diese normal gehalten worden ist, vererbt. Dies alles weist auf die enge Verbindung zwischen somatischer Zelle und Eizelle, ja auf die Einheitlichkeit beider.

In Wirklichkeit ist ja aber auch nicht jede Zelle von einer schwer- oder nur osmotisch durchdringbaren Haut umgeben. Mit Recht sieht Montgomery den erwachsenen Organismus als ein weites, protoplasmatisches Netz mit Kernen an. Auch finden sich schon primitive Anastomosen zwischen den jüngsten Zellen des Embryos (Hammar); und dass die Zellen des erwachsenen Tieres untereinander plasmatisch verbunden sind, wird immer mehr durch die feinere histologische Technik nachgewiesen.

Die Zellenbildung selbst sehen nun schon mehrere Forscher als nicht primär an, als eine Differenzierung, die bei den höheren Tieren auftrat. Sie kann so gut sekundär erworben sein, wie die Metamerisation, die ja auch bei allen höheren Tieren nachweisbar ist, ohne dass dies deswegen ein Beweis der früheren Individualität des Metameres wäre. Delage weist als auf eine mögliche Entstehung der Vielzelligkeit auf die leider nur einmal von Frenzel gesehene *Salinella* hin — ein vielzelliges Mesozoon, dessen Larven einzellig sind, aber schon fast alle Teile des Muttertieres aufweisen. Bei dieser Larve scheint später gleichzeitig ein Zerfall in Zellen aufzutreten. Soeben nun liegt eine vorläufige Mitteilung V. Dogiel's über ein neues Mesozoon — *Haplozoon armatum* — vor mir. Bei diesem Tiere ist das jüngste einzellige Stadium „ein vollständig entwickeltes, bewegliches und mit einem gut versehenen Haftapparat versehenes Tier," das sich „unmittelbar zuerst in ein zweizelliges, später in ein mehrzelliges *Haplozoon* verwandelt". Die Hauptorgane des einzelligen und vielzelligen Tieres sind hier dieselben (Stilet, geißelförmige Fäden), nur wird nachträglich der Körper des Tieres durch Zellenbildung verlängert und Geschlechtszellen abgeschnürt. Wir haben hier ein herrliches Beispiel einer möglichen Entstehungsweise der Vielzelligkeit, die mir wenigstens glaubwürdiger scheint als alle Volvoxtheorien — und Versuche, die Stadien der Eifurchung und Keimblätterbildung als Wiederholung phylogenetischer Stadien zu erklären.

Haben wir somit keinen genügenden Grund anzunehmen, dass

die Metazoen durch Assoziation von Protozoen entstanden sind, so haben die neuesten Forschungen die weiteren Haeckel'schen Stufen der Assoziation abgelehnt. Das Organ vor allem ist nie durch Assoziation entstanden, sondern ein Resultat der Differenzierung, was selbst Perrier zugibt.

Umstrittener ist die Frage der Metamerenbildung. Die früheren Zoologen (Quatrefages, Cuvier, Duger, Geoffroy St. Hilaire, Lacaze-Duthiers, H. Spencer, Perrier) sahen in den Anneliden so recht ein Beispiel einer Kolonie, wobei jedes Metamer als ein ursprünglich selbständiges Individuum galt. Seitdem neigt man mehr und mehr dazu, die Anneliden von den Platoden abzuleiten. Und diese weisen wirklich im Innern ihres äußerlich ungegliederten Körpers eine beginnende Metamerisation auf. Im Körper der Planarien sind nicht nur die seitlichen Darmanhänge, sondern auch das Nervensysten und nach den neuesten Untersuchungen Wilhelmi's auch das Exkretionssystem streng segmentiert; bei *Gunda* erstreckt sich diese Segmentierung auch auf die Geschlechtsdrüsen. Ähnlich, was als eine glänzende Analogie wichtig ist, sind ja die zu freiem und zu selbständigem Leben fähigen Segmente des Bandwurms wohl wahrscheinlich als durch Differenzierung eines einst ungeteilten Ganzen entstanden, darauf weist wohl die Reihe von Übergängen von den *Cestodaria* (*Caryophyllaeus* u. a.) über *Ligula* bis zu *Taenia* hin.

Sehen wir die Metamerenbildung somit gleichfalls als eine sekundäre Differenzierung an, so bleibt wohl zwischen Mensch und Amoebe im ganzen direkten Stammbaume des Menschen kein Tier, welches wir durch Stockbildung oder Assoziation niederer Tiere entstanden denken könnten. Der Stammbaum des Menschen ging wohl über Protozoen-Mesozoen, bei welchen die Differenzierung in Zellen begann, über Turbellarien zu metameren Würmern, deren Metamerie auch sekundär ist; aus einer Trimetamerengruppe dieser Würmer zu *Amphioxus*, wo wir vielleicht eine sekundäre Vermehrung der Metameren finden. Wenn auch die Entwickelung des Menschen nicht ganz diesen Weg gegangen sein sollte, so finden wir doch nirgends einen Platz für eine Assoziation. Der Mensch ist demnach kein Staat, der Organismus kein Staat. Die Assoziation ist also nicht die Grundlage jeder Fortentwickelung.

Dennoch ist die Assoziation im Tierreiche natürlich nicht ausgeschlossen. Wir finden Stöcke bei Protozoen, Cölenteraten, Bryozoen, Tunicaten. Als Folge der Assoziation tritt Arbeitsteilung ein, und zwar teilt sich die Funktion der Vermehrung von derjenigen der Ernährung. Am weitesten auf dem Wege zur Integration stehen die Siphonophoren, viele Individuen sind hier wirklich zu Organen zurückgesunken. Auf diesem Beispiel basierend können wir die Assoziation, Arbeitsteilung und darauffolgende Integration

zu einem Individuum für Tierstöcke nicht für unmöglich halten. Eine andere Frage ist, ob dieser Weg der gewöhnliche ist? Diese Frage müssen wir verneinen. Er ist nicht gewöhnlicher als der Übergang zur festsitzenden Lebensweise oder zum Parasitismus, den zwei anderen Lebensweisen, die die Entwickelung gleichfalls in Sackgassen jagen. Das Gesetz der Assoziation ist kein allgemeines, wie es Spencer glaubt, ja nicht einmal ein verbreitetes.

Lange waren Zoologen und Soziologen geneigt, die Erfahrungen, die sie an oben genannten Tierstöcken sammelten, auf die Tierstaaten zu erweitern. Echte Tierstaaten finden wir eigentlich nur bei den Insekten und bei den Wirbeltieren. Bei ersteren tritt als Folge der Assoziation eine Arbeitsteilung ein: eine Absonderung der Geschlechtsfunktion, wie auch bei den Tierstöcken. Bei den Wirbeltieren führt die Assoziation nie zu einer Absonderung der Geschlechtsfunktion. Eine Zusammenstellung von Stöcken und Staaten ist deswegen unlogisch, weil die Stöcke aus physisch verbundenen Individuen bestehend -- zu einem Individuum verschmelzen können, in Staaten dagegen, weil eine solche Verbindung fehlt — nie. Deswegen kann der Staat nie ein Organismus werden.

Eine andere Eigentümlichkeit aller Stöcke und Staaten ist es, dass sie nicht für eine progressive Fortbildung der Art förderlich zu sein scheinen. Wenigstens bilden alle Stöcke und Staaten Seitenzweige des großen Baumes der Entwickelung. Kein stock- oder staatenbildendes Tier steht in der direkten Ahnenreihe zwischen Amöbe und Mensch. Ja selbst in den großen Tiergruppen — also in den Ästen des Baumes bilden sie blind endende Seitenzweige.

Wir sehen daraus, dass die Soziologen der „Organischen Methode" (Comte, Spencer und ihre Schüler), welche ihre Theorien auf die breite Basis der allgemeinen Biologie setzen wollen, für ihre Anschauungen nur wenig Stützen in der Zoologie finden. Deswegen sind wohl auch solche Widersprüche möglich, dass Huxley in der Natur nur Beispiele des Despotismus sah, Spencer solche liberaler Politik. Jedenfalls aber sind solche Ansichten, wie diejenige Krapotkin's, wonach in der Natur das assoziierte Leben die Regel ist, oder gar Comte's, nach welchem sich die Individuen zu Gesellschaften nicht aus Nützlichkeitsrücksichten, sondern vermöge ihres Geselligkeitstriebes verbinden, — falsch. Einen der Natur innewohnenden Geselligkeitstrieb gibt es nicht.

Was den Menschen betrifft, so ist sein Staat als Einheit — ein Begriff, real ist nur das Individuum. Zu diesem direkt, zu seinen Existenzbedingungen und zu allem, was seine Persönlichkeit als solche betrifft, muss die Staatswissenschaft herantreten, nicht aber sich von Dingen verblenden lassen — sie als wünschenswert ansehen, die auf Kosten der Individualität zur Verherrlichung des Staates als solchen dienen, dann erst wäre der Mensch gefunden.

Die Gefahren der Verstaatlichung, der „Gesetzlichkeiten“ und des jeden Schritt des Menschen regulierenden „vollkommenen“ Staates hat Spencer mit dem weiten Blicke eines Biologen gespürt und sie beweisend und abschreckend genug geschildert.

Doch könnte es scheinen, dass wir uns von unserem Thema entfernt hätten, was aber durchaus nicht geschah, da wir auch im menschlichen Staate denselben Zwiespalt zwischen Teil und Ganzem auffanden, der sich durch alle Formverhältnisse zieht.

Nun noch einige Worte über einige, unser Problem der Individuation streifende Erfahrungen der experimentellen Entwickelungsgeschichte.

Es ist ein interessanter Schluss, der sich aus einer sehr großen Reihe von Beobachtungen und Experimenten ergibt, dass je mehr das Ganze geschwächt ist, desto selbständiger die Teile werden. So erklären sich prinzipiell Geschwülste und alles pathologische Wachstum, alles Ausbleiben der Regulation in verschiedenen Fällen von Regeneration. So lösen sich auch die Zellen bei beginnender Degeneration voneinander und werden selbständig.

Auf eine interessante Beobachtung, das Problem der Individuation betreffend, wies Roux hin: dass zwei Blastomeren eines Eies voneinander getrennt zwei Individuen ergeben, mit zwei Seelen (zwei Bewusstseinen, zwei Willen) statt eines. Die Individuationszentren können also willkürlich vermehrt werden. Doch ist dies Problem dasselbe, wie dasjenige der Vermehrung durch Teilung erwachsener Tiere, ja der Vermehrung überhaupt. Umgekehrt aber ist auch eine Verminderung der Individuen durch Verschmelzen möglich. Erstens kann ein Organismus sich aus dem Zusammentritt vieler Zellen entwickeln, wie es unlängst Evans für die Entwickelung der *Gemmulae* bei den Schwämmen nachgewiesen hat; aber auch durch Transplantation können wir aus zwei Teilen — zwei oder auch mehreren Individuen, ein Ganzes erhalten. Das Faktum der willkürlichen Vermehrung oder Verschmelzung der Individuen ist philosophisch und psychologisch höchst wichtig und problemenreich.

Immerhin müssen wir die Assoziation in der Biologie als eine Ausnahme ansehen, die Differenzierung eines schon ursprünglich Ganzen als die Regel. Deswegen, wie Wiegand sagt, „werden die verschiedenen Teile nur aus dem Ganzen verständlich und da dieses etwas unmittelbar Gegebenes ist, so muss sich die Aufgabe der Wissenschaft zunächst darauf beschränken, die Erscheinung des Ganzen möglichst vollständig und zwar unter dem Gesichtspunkte der Individualität aufzufassen, d. h. die Mannigfaltigkeit und die Einheit in dem Individuum, das Gesetz der einzelnen Glieder und das Gesetz der Verbindungen empirisch nachzuweisen“, denn

„nicht bloß in der Idee, sondern auch in der Wirklichkeit ist das Ganze das Primäre".

Als ich den auf diesen Seiten wiedergegebenen Vortrag als Antrittsvorlesung zu einem Kursus der experimentellen Morphologie hielt, geschah es deswegen, weil fast alle Lieblingsfragen dieser Wissenschaft, wie die Frage über Präformation oder Epigenese, der Verteilung der Potenzen auf die Blastomere, der Regeneration etc. auf das eben zitierte Programm Wiegand's hinauslaufen, und soweit sie immer wieder auf regulatorische Kräfte stoßen, immer von neuem die Existenz und Bedeutung der Individualität im Tierreiche nachweisen, da ja alle Regulatorik der Einfluss des Ganzen auf die Teile ist, nur verständlich, wenn wir das Ganze im Auge haben.

Die Fragen der Zellenlehre aber, der Antimere und Metamere gehören nicht in das Gebiet der Soziologie, sondern der Haeckel'schen Prämorphologie.

Die organische Welt aber fügt sich in der unendlichen Mehrzahl der Fälle dem Satze des Aristoteles, dass das Ganze vor den Teilen da war.

Literatur.

Delage, Y. „La conception polyzoïque des êtres." Revue scientifique, X, 1896.

Dogiel, V. „*Haplozoon armatum* n. gen nova sp., der Vertreter einer neuen Mesozoa-Gruppe." — Zool. Anz. Bd. XXX, 1906.

Evans, R. A Discription of *Ephydatia blembingia*. with an Acount of the Formation and Structure of the Gemmule." Quart. Journ. Micr Sc. (2), Vol. XLIV, 1900.

Fischer, E. „Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften." Allgem. Zeitschr. Entom. Bd VI, 1901.

Frenzel, J. „Untersuchungen über die mikroskopische Fauna Argentiniens." — Arch. f. Naturgesch. 58. Jahrg. Bd. I. 1892.

Haeckel, E. „Über die Arbeitsteilung in Natur und Menschenleben." Berlin 1869.
— „Generelle Morphologie."

Hammar, S. „Ist die Verbindung zwischen den Blastomeren wirklich protoplasmatisch und primär?" — Arch. f. mikr. Anat. Bd. LV, 1900.

Heidenhain, M. „Weitere Beiträge zur Beleuchtung des genetischen Verhältnisses zwischen molekularer und histologischer Struktur." Anatom. Anz. Bd. XXI, 1902.

Krapotkin. „Mutual aid; a factor of evolution." London 1902.

Lange, Fr. „Geschichte des Materialismus und Kritik seiner Bedeutung in der Gegenwart." VII. Aufl. Leipzig 1902.

Le Dantec, „L'individualité et l'erreur individualiste." Bibl. de philos. contemp. Paris 1898.

Lillie, F. „Differentiation without Cleavage in the Egg of the Annelid *Chaetopterus pergamentaceus*." Arch. f. Entwickelungsmech. Bd. XIV, 1902.

Mach. „Die Analyse der Empfindungen."

Morgan, T. „Regeneration."

Noll, F. „Über Umkehrungsversuche mit *Bryopsis*, nebst Bemerkungen über Zellen und Energiden. - Ber. Bot. Gesellsch. XVIII, 1900.

Perrier, E. „Les colonies animales et la formation des organismes."

Roux, W. Die Entwickelungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft." — Vorträge und Aufsätze zur Entwickelungsmechanik der Organismen I.
Schäffle. „Bau und Leben des sozialen Körpers."
Sedgwick. „Further Remarks on the Cell-Theory, with a Reply to Mr. Bourne." Quart.-Journ. of Micr. Sc. Vol. XXXVII, 1894.
— „Remarks of the Cell-theorie." III. Congres International Zoolog. Leyde 1896.
Spencer, H. „Principes de Sociologie." Alcan. Paris.
— „L'individu contre l'état" trad. par Gerschel. Bibl. d. Philos. centempor. Paris 1895.
Standfuß, M. „Gesamtbild der bis Ende 1889 an Lepidopteren vorgenommenen Temperatur- und Hybridisationsexperimente." — Insektenbörse XVI, 1899.
Whitman. „The inadequaly of the cell-theorie of development." Journ. of Morph. Vol. VIII, 1893.
Wiegand, Alb. „Der Darwinismus und die Naturfoschung Newton's und Cuvier's."
Wilhelmi, J. „Untersuchungen über die Exkretionsorgane der Süßwassertricladen." — Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXX, 1906.
Wilson. „Some Phenomena of Fertilization and Cell-division in Etherized Eggs." Arch. f. Entwickelungsmech. Bd. XIII, 1901.

Ein Beitrag zur Frage der geschlechtlichen Zuchtwahl (Lepidopt.).

Von Wilhelm Petersen (Reval).

Aus Darwin's Theorie der geschlechtlichen Zuchtwahl ist, wie Plate[1]) (p. 113) treffend hervorhebt, nur die Entstehung der Schutzorgane und Waffen der Männchen durch sexuelle Zuchtwahl fast allgemein akzeptiert worden, während die Entstehung der Erregungsorgane auf diesem Wege nur „faute de mieux" angenommen werde. Gleichwohl fehlt es selbst in neuester Zeit nicht an Versuchen, den sogen. Schmuckfarben für die Theorie der geschlechtlichen Zuchtwahl eine höhere Bedeutung zuzuerkennen. Besonders ist Weismann (Vorträge über Deszendenztheorie, 1902, I. p. 230) mit bestrickender Beredsamkeit für die Wirksamkeit der sexuellen Selektion eingetreten und beruft sich zur Begründung seiner Ansichten mit besonderem Nachdruck auf einige Beispiele aus der Schmetterlingswelt, die in der Tat bisher noch keine andere Deutung gefunden haben. Wenn man die mit außerordentlichem Geschick gruppierten Tatsachen über die Schmuckfarben unserer Bläulinge, der Lycaeniden, liest, so sollte man meinen, dass eine andere Erklärung und andere Schlussfolgerungen als die Weismann'schen nicht gut möglich seien.

Da haben wir in der Gattung *Lycaena* Formen, welche in beiden Geschlechtern braun sind, wie *Lyc. astrarche* Bergstr.,

1) Über die Bedeutung des Darwin'schen Selektionsprinzipes und Probleme der Artbildung. II. Aufl. 1903.

eumedon Esp., *admetus* Esp. — diese Färbung wird als die älteste und ursprüngliche der Gattung angesehen —, ferner haben wir solche Formen, bei denen nur im männlichen Geschlecht ein leuchtendes Blau auftritt: eine Wirkung der geschlechtlichen Zuchtwahl, und schließlich Arten, bei denen in beiden Geschlechtern die blaue Färbung vorherrschend ist, wie z. B. *Lyc. arion* F., *jolas* O., *meleager* Esp. In letzterem Falle ist nach dem vermeintlichen Gesetz der männlichen Präponderanz in der phyletischen Entwickelung die blaue Färbung der Männchen auf die ursprünglich braunen Weibchen übergegangen, und dieser Übergang der neu erworbenen blauen Färbung auf die Weibchen zeige sich, wie Weismann meint, sporadisch auch bei den Arten der zweiten Gruppe, besonders schön aber bei *Lyc. meleager*, wo noch ein Teil der Weibchen braun, der andere aber schon blau ist. Den Beschluss der ganzen Entwickelungsreihe bilde dann eine Anzahl von Arten tropischer oder doch warmer Länder, Arten, die in beiden Geschlechtern gleich stark blau gefärbt sind.

Somit scheint die Gattung *Lycaena* ein vortreffliches Material zur Stütze der geschlechtlichen Zuchtwahl einerseits und als Beleg für die Präponderanz der männlichen Charaktere andererseits abzugeben. Es ist bisher niemand eingefallen, an der Ursprünglichkeit der braunen Färbung bei den Weibchen ernstliche Zweifel zu hegen oder irgendwelche Beweise dagegen zu sammeln, und ich muss gestehen, dass ich früher die allgemein gültige Annahme als eine selbstverständliche angesehen habe, vielleicht unbewusst von dem Gedanken der geschlechtlichen Zuchtwahl beherrscht. Bei einer solchen Voraussetzung mussten denn auch die in beiden Geschlechtern braunen Arten als die primitivsten Formen angesehen werden.

Ich war daher nicht wenig überrascht, als ich auf Grundlage vergleichend-anatomischer Untersuchungen an den Generationsorganen der Lycaeniden zu dem unabweisbaren Schluss geführt wurde, dass umgekehrt bei den Lycaeniden die in beiden Geschlechtern wenig differenzierten blauen Arten der Gattung *Lycaena* ganz unzweifelhaft den ursprünglichsten Typus repräsentieren, während die in beiden Geschlechtern braunen Arten, sowie unsere europäischen Arten der Gattung *Chrysophanes* und *Thecla* als sekundär abgeänderte Formen zu betrachten sind. Nachdem ich schon 1892 für *Lycaena arion* F. paarig getrennte Hoden konstatiert hatte, wie sie unter den Schmetterlingen sonst nur bei Hepialiden, Micropterygiden und einigen anderen sehr primitiven Formengruppen vorkommen, habe ich später meine Untersuchungen auf alle bei uns in Estland fliegenden *Lycaena*-Arten ausgedehnt und dann an frischem Untersuchungsmaterial in der Schweiz, in Tirol und Oberitalien soweit vervollständigen können,

dass ich eine lückenlose Reihe für alle phyletischen Entwickelungsstadien in der Gattung *Lycaena* — entsprechend den ontogenetischen Stadien der Hodenentwickelung — aufführen kann. Nach meinen Untersuchungen hat sich die Gattung *Lycaena* als die primitivste unter den Tagfaltern erwiesen: nur von wenigen Arten, und gerade von den in beiden Geschlechtern braunen Arten, wird der für die Tagfalter sonst allgemein typische Bau der Hoden, der „Imaginaltypus", nahezu erreicht, während die in beiden Geschlechtern blauen Formen den „Larventypus" zeigen, die Formen mit blauen Männchen und braunen Weibchen, die Mitte zwischen beiden Extremen haltend, alle Abstufungen des „Chrysalidentypus" in der Hodenbildung aufweisen. Ich kann hier nicht näher auf diese Frage eingehen und verweise daher auf meine Arbeit: Beiträge zur Morphologie der Lepidopteren (Mém. d. Acad. d. Wissensch. Petersburg, Vol. 6, 1900).

Untersucht wurden von mir folgende Arten der Gattung:

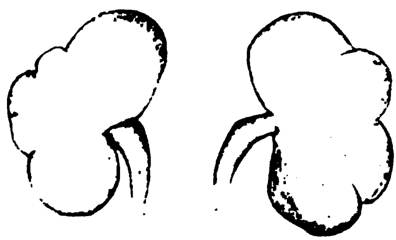
1.	*Lycaena argiades* Pall.	10.	*Lycaena meleager* Esp.
2.	„ *argus* L.	11.	„ *bellargus* Rott.
3.	„ *argyronomon* Bergstr.	12.	„ *coridon* Poda
4.	„ *optilete* Kn.	13.	„ *damon* Schiff.
5.	„ *orion* Pall.	14.	„ *jolas* O.
6.	„ *astrarche* Bergstr.	15.	„ *minimus* Fuessl.
7.	„ *eumedon* Esp.	16.	„ *semiargus* Rott.
8.	„ *icarus* Rott.	17.	„ *arion* L.
9.	„ *amanda* Schn.	18.	„ *argiolus* L.

Beifolgend gebe ich Fig. 1—5 (ein wenig schematisiert bei ca. 17facher Vergrößerung) die Hodenbildung von 5 Arten, welche die phyletischen Hauptetappen der Hodenbildung in der Gattung *Lycaena* darstellen. Bei der sexuell wenig differenzierten, blauen *Lycaena jolas*, Fig. 1, zeigt der Hodenbau noch den reinen Larventypus, mit 4 nebeneinander liegenden Hodenfollikeln; etwas vorgeschritten in der Lagerung der Follikel ist *Lyc. arion* (Fig. 2), doch sind hier immerhin noch die Hoden paarig getrennt. Bei *Lyc. icarus* (Fig. 3) ist schon eine, wenn auch leichte Verschmelzung der Hodenkugeln eingetreten; stärker zeigt sich diese Verschmelzung bei der in beiden Geschlechtern braunen *Lyc. astrarche* (Fig. 4); den Schluss der Reihe macht schließlich *Lyc. eumedon* (Fig. 5), mit stark verschmolzenen Hoden, also einer unpaaren Hodenkugel, die äußerlich nur durch eine leicht angedeutete Furche die Paarigkeit der Hoden verrät und sich nur durch diese Furchung vom reinen Imaginaltypus unterscheidet. Wenn wir nun bedenken, dass in ganzen großen Gruppen der Schmetterlinge, wie z. B. bei den Noctuiden, Geometriden, Pyraliden, Tortriciden selbst in den extremsten Gattungen kaum Arten zu finden[1]) sein dürften, die in

1) Meine Untersuchungen haben sich bisher nur auf ca. 1200 Arten beschränkt, doch lässt sich nach den bisherigen Ergebnissen sicher kein anderes Resultat er-

der Hodenbildung so stark differieren, wie etwa *Lyc. arion* und *astrarche*, so wird man unserem anatomischen Befunde keine geringe Beweiskraft beimessen. Selbst wenn sonst gar nichts anderes für den primitiven Zustand der in beiden Geschlechtern blauen Arten und den sekundären Charakter der braunen Färbung spräche. so wäre bei so schwerwiegenden Tatsachen, die durch vergleichende Untersuchung eines sehr umfangreichen Materials mit Berücksichtigung der Ontogenese gewonnen wurden, mindestens eine Revision der ganzen Frage unerlässlich; niemals aber durfte die Annahme von der Ursprünglichkeit der braunen Färbung in der Gattung *Lycaena* als sichere Basis für weitgehende Schlüsse in

Fig. 1.



Lycaena iolas O.

Fig. 2.



Lycaena arion L.

Fig. 3.



Lyc. icarus Rott.

Fig. 4.



Lycaena astrarche Bergstr.

Fig. 5



Lycaena eumedon Esp.

anderen Fragen, wie z. B. der der sexuellen Selektion oder der Präponderanz der männlichen Charaktere dienen.

Es schien mir daher geboten, nach weiteren Tatsachen zu suchen, welche zur Klärung der vorliegenden Fragen beitragen könnten, und ich glaube nun in der Schuppenbildung der Lycaeniden ein Material gefunden zu haben, das meinen, aus der Bildung der Generationsorgane gezogenen Schlüssen als weitere Stütze dienen kann.

Die Färbung des Schmetterlingsflügels beruht auf einer Färbung der Schuppen, die der farblosen Flügelmembran eingefügt sind, und diese Schuppenfärbung wird bekanntlich hervorgerufen entweder durch Pigmente oder durch sogen. physikalische oder Strukturfarben.

warten, zumal ich fast alle Familien der paläarktischen Lepidopterenfauna und viele tropische Formen untersucht habe.

Die Pigmente liegen in Form feiner Körnchen oder als Belag in der hohlen Schuppe und zwar in der Weise, dass sie der inneren Wand des Teiles der Schuppen anliegen, welcher der Flügelmembran abgewandt ist. Die Strukturfarben dagegen beruhen, wie beim Perlmutterglanz, auf Oberflächenstruktur der Schuppe. Wie weit trübes Medium bei den blauen Schuppen eine Rolle spielt, ist noch nicht ganz aufgeklärt, auffallend ist, dass die rein blauen Schuppen, z. B. bei *Lycaena*, bei durchfallendem Licht hellgelblich tingiert, bei auffallendem Licht und zugleich dunklem Hintergrunde (besonders bei schwacher Vergrößerung) in schönstem Blau gefärbt erscheinen. Es ist überhaupt eine bemerkenswerte Tatsache, dass die blaue Färbung, einige ganz seltene Ausnahmen abgerechnet, im Tierreich stets durch Oberflächenstruktur oder durch trübes Medium hervorgerufen wird.

Die Frage ist schwer zu lösen, ob es sich, speziell bei den Bläulingen, um einen Farbeneffekt handelt, der auf eine besondere Oberflächenbeschaffenheit der Schuppen zurückzuführen ist, oder ob das Blau durch „trübes Medium" hervorgerufen wird (etwa wie beim Blau des Himmels oder des Auges); doch ist eine genaue Beantwortung der Frage für unsere vorliegende Untersuchung von Bedeutung. Beim trüben Medium handelt es sich um so feine Verteilung von Stoffteilchen, dass vorzugsweise kurze Wellen von denselben voll reflektiert werden, und als Gesamteffekt Blau zustande kommt, während die durch das trübe Medium hindurchgehenden Wellen (Grün bis Rot im Spektrum) sich zum komplementären Gelb vereinigen. Da nun in der Tat die fraglichen Schuppen bei auffallendem Licht und einem Hintergrunde, der alle durchgegangenen Strahlen verschluckt, blau erscheinen, bei durchfallendem Lichte dagegen gelb, so liegt hier die Möglichkeit vor, dass die blaue Färbung der dem Flügel eingefügten Schuppen durch „trübes Medium" bewirkt werde. Dieses setzt aber eine viel feinere Verteilung von reflektierenden Stoffteilchen innerhalb des Schuppenbalges voraus, als bei der gewöhnlichen Pigmentierung der Schuppen beobachtet wird, und eine solche feinere Verteilung der Pigmente könnte mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit als ein sekundärer Zustand angesprochen werden — die gröbere Verteilung der Pigmente als primären Zustand gedacht.

Wenn sich dagegen nachweisen ließe, dass das Blau der Lycaenen-Schuppen nicht durch trübes Medium, sondern durch besondere Oberflächenstruktur der Schuppen hervorgerufen wird, so käme das Blau eben ganz ohne Wirkung der Pigmente zustande, d. h. auch ohne Pigmentteilchen in allerfeinster Verteilung. Dieser Nachweis ist nun nicht leicht, da es große Schwierigkeiten bietet, etwa in der Schuppe vorhandene Pigmente so zu extrahieren, dass dabei die Oberfläche der Schuppe in keiner Weise leidet. Durch

einen glücklichen Zufall aber bin ich in der Lage, die Frage auf anderem Wege mit voller Sicherheit zu entscheiden. Ich besitze nämlich ein im vorigen Sommer von mir in Estland gefangenes Exemplar eines totalen männlichen Albinos von *Lycaena argus* L. (*aegon* Schiff.), das sich — ein seltener Fall — durch vollständige Abwesenheit dunkler Pigmente an Flügeln und Körper auszeichnet. Die Oberseite des Tieres schimmert, von der Seite gesehen, schwach ins Bläuliche, die Unterseite ist vollkommen weiß. Betrachtet man nun die bläulichen Schuppen der Oberseite unter dem Mikroskop bei durchfallendem Licht, so erscheinen sie genau so gelb, wie normale blaue *Lycaena*-Schuppen, bei auffallendem Licht und dunklem Hintergrunde dagegen erstrahlen sie in intensivem Blau, so dass sie also in keiner Weise von den gewöhnlichen Schuppen der Lycaeniden abweichen, auf der Flügelfläche aber wegen des fehlenden dunklen Hintergrundes nur schwach zur Geltung kommen. Von besonderer Wichtigkeit ist es nun aber, dass die gelbliche Färbung der Schuppen bei durchfallendem Licht hier nicht von irgendeinem Pigment, wenn auch in feinster Verteilung, hervorgerufen sein kann, denn am ganzen Schmetterling enthält keine einzige der Schuppen dunkles Pigment. Somit kann denn auch die Erscheinung der blauen Färbung durch nichts anderes als durch Oberflächenstruktur der Schuppen bedingt sein.

Die Strukturfarbe nun, in erster Linie das leuchtende Blau, wird bei der Schmetterlingsschuppe dadurch hervorgerufen, dass die Oberfläche des Schuppenbalges von einem System von Längs- und Querleisten bedeckt wird[1]). Bei Gold oder Rotgold (*Chrysophanes*) wird der Effekt dadurch erreicht, dass solchen Schuppen mit besonderer Oberflächenstruktur noch gelbbraune oder rote Pigmente eingelagert sind. Bei den bräunlichen oder schwärzlichen Schuppen der Lycaeniden nun ist die Dunkelfärbung dadurch erreicht, dass eine starke Einlagerung dunkler Pigmente in die Schuppe stattgefunden hat. Da aber die Schuppen der Flügeloberfläche so gelagert sind, dass jede Reihe von der darauffolgenden zum großen Teil überlagert wird, und nur der Spitzenteil der Schuppe frei bleibt, so hängt die Färbung der Flügelfläche nur von der Färbung dieses Spitzenteils der Schuppen ab.

Daraufhin stellte sich mir die Frage nach der ursprünglichen Färbung der Schuppen bei den Lycaeniden folgendermaßen: Ist die dunkle Färbung das primäre, die blaue erst eine sekundäre Errungenschaft, so wird das Blau zuerst im Spitzenteil der Schuppe auftreten, die Basis der Schuppe aber noch von Pigment erfüllt sein; denn erstens wäre, da der Basalteil gar nicht zur Geltung

---

1) Dieses System von Linien ist uns von den als Testobjekt für schwache Vergrößerungen dienenden *Janira*-Schuppen genugsam bekannt.

kommt, hier eine Blaufärbung überflüssig, und zweitens würde vielmehr ein dunkler Hintergrund das Blau der darüber gelagerten Schuppe viel besser zur Geltung bringen.

Ist dagegen die blaue Färbung der Flügelfläche das ursprüngliche, die braune Farbe eine sekundäre Erwerbung, so ließe sich vielleicht erwarten, dass der Spitzenteil der Schuppen allein eine stärkere dunkle Pigmentierung zeigt, während der Basalteil der Schuppe noch blau ist, jedoch bei der eigentümlichen Lagerung der Schuppen auf der Flügelfläche nicht zur Geltung kommt, da nur die Spitzen der Schuppen unbedeckt sind. Ganz besonders deutlich müsste ein solches Verhalten sich an denjenigen dunklen Flecken der Flügelfläche zeigen, die, wie bei einigen blauen Arten, mit Sicherheit als eine sekundäre Neubildung aus jüngster Zeit anzusprechen sind, z. B. dem schwarzen Fleck bei *Lycaena arion* v. *alpina* (*obscura* Chr.) in Zelle 2.

Die Untersuchung zeigte nun, dass die zweite Voraussetzung sich in glänzender Weise bestätigte. Bei den isolierten dunklen Schuppen der Gattung *Lycaena* erscheint in der Tat der Basalteil der Schuppen bei richtiger Beleuchtung vollkommen blau, ja es lässt sich sogar zeigen, dass selbst die braunen Schuppen der in beiden Geschlechtern dunklen Arten, wie *L. eumedon* und *astrarche* bei schiefer Beleuchtung und in richtiger Abblendung (sc. bei schwacher Vergrößerung) in schönstem Blau erstrahlen.

Es ist also auch bei den Schuppen dieser Arten noch die ursprüngliche Oberflächenstruktur vorhanden, die dem Strukturblau zugrunde liegt, nur kommt diese Färbung wegen der starken Einlagerung dunkler Pigmente und infolge der Überlagerung durch andere Schuppen nicht mehr zur Geltung.

Weismann sagt allerdings (l. c. p. 232): „Entfärbt man die Schuppen der Weibchen durch Kochen mit Kalilauge und trocknet sie dann, so sehen sie nicht etwa auch blau aus, wie die der Männchen; die Männchenschuppen besitzen also etwas, was die Weibchen nicht haben.“ Die Sache liegt vielmehr umgekehrt, die Schuppen der Weibchen haben etwas, was denen der Männchen fehlt, nämlich das dunkle Pigment. Wer aber den durch Kochen mit Kalilauge entfärbten Flügel eines weiblichen Bläulings einer genauen mikroskopischen Prüfung unterwirft, wird sich gewiss nicht wundern, wenn von der erwarteten blauen Färbung nichts zu sehen ist, denn die Schuppen werden von der Kalilauge dermaßen deformiert, dass von einer Farbenwirkung der Oberflächenstruktur überhaupt nicht mehr die Rede sein kann.

Ja wir können noch weiter gehen. Die Feuerfalter (*Chrysophanes*) sind nach meinen anatomischen Untersuchungen, wie oben erwähnt, Abkömmlinge der Bläulinge, und auch bei ihnen kann man den Basalteil der Schuppe noch vollständig blau finden, da

die Einlagerung der roten Pigmente sich vorwiegend auf die Spitzenhälfte der Schuppe beschränkt. Man kann sogar zeigen, dass hier noch alle Schuppen der goldroten Flügeloberfläche (etwa bei *Chrys. virgaureae* L.) die Struktur der Bläulingsschuppen besitzen, denn bei schiefer Beleuchtung kann man das überraschende Schauspiel genießen, die rotgoldenen Schuppen in intensivstem Blau glänzen zu sehen.

Die *Rhopalocera* (Tagfalter) bilden unzweifelhaft einen sehr alten Seitenzweig am Stamm der Lepidopteren, und daher sehen wir denn auch bei den meisten Familien derselben das System der Leisten auf der Oberfläche der Schuppen in der primitiven Regelmäßigkeit vertreten, während bei den jüngsten Formen der *Noctuae* und *Geometrae* diese Regelmäßigkeit der Linienführung schon stärker gelitten hat, und hier fast ausschließlich das Pigment zur Herrschaft gekommen ist (cf. Fig. 10). Daher kann man dann auch selbst an den pigmentierten Schuppen der Tagfalter durch geeignete Beleuchtung Strukturfarben, besonders das Blau, zur Erscheinung bringen. Nicht minder effektvoll als bei den Feuerfaltern ist es, wenn man durch geeignete Behandlung und Beleuchtung beispielsweise die weiße Flügelfläche unserer gewöhnlichen Weißlinge, z. B. des Kohlweißlings, in ein leuchtendes Blau verwandelt. Zu diesem Zweck entferne ich nach Möglichkeit den Schuppenbelag auf der Unterseite des Flügels und durchtränke den auf den Objektträger gebrachten Flügel mit Toluol und Kanadabalsam, um die Wirkung der weißen Pigmente aufzuheben; bei geeigneter Beleuchtung erscheint dann die ganze Flügelfläche blau. Ebenso kann man beim Männchen des Hopfenspinners, *Hepialus humuli*, die silberweiß glänzende Fläche des Flügels wie bei unseren Schillerfaltern im herrlichsten Blau erstrahlen lassen, wenn man die den weißen Silberglanz bedingende Luft aus den Schuppen entfernt hat[1]).

Die eigentümliche Oberflächenstruktur der blauen und goldenen Schuppen scheint überhaupt von hohem phyletischem Alter zu sein und sich mit großer Zähigkeit erhalten zu haben. In fast allen primitiven Gruppen der Schmetterlinge sehen wir sie erhalten; bei den Micropteryginen ist die goldene Färbung nach Familiencharakter geblieben, ebenso bei den Adeliden. Eingehendere Untersuchungen nach dieser Seite dürften sich, nach meinen bisherigen Untersuchungen zu urteilen, als lohnend erweisen. —

Es fehlt uns, zur Vervollständigung unseres Beweismaterials, nun noch der Nachweis, dass auch ontogenetisch die Einlagerung der Pigmente in die Schuppe gegenüber der Oberflächenstruktur eine sekundäre Erscheinung ist.

1) Man darf bei diesen Versuchen nicht die Geduld verlieren, da sie etwas Übung verlangen, besonders die Abblendung bei schiefer Beleuchtung. Bei richtigem Arrangement sind die zu erzielenden Effekte im höchsten Grade überraschend.

In der Entwickelung der Schuppe tritt die eigentümliche Oberflächenstruktur lange vor der Einlagerung der Pigmente auf.

Semper schildert uns den Vorgang in seiner bekannten Arbeit[1]) folgendermaßen: „Zuerst sieht man an den Schuppen nur eine einfache, ziemlich dünne Membran, bald aber bilden sich Längsstreifen auf derselben dadurch, dass nur an gewissen Stellen eine weitere Verdickung der ausgeschiedenen Membran stattfindet, und endlich beschränkt sich die fernere Ablagerung auf Querstreifen, welche sich zwischen den einzelnen Längsstreifen bilden. Jetzt ist bis auf das Pigment, welches bei manchen Arten noch in diese Schicht kurz vor dem Ausschlüpfen gelagert wird, die Schuppe fertig."

Was nun speziell die Einlagerung der Pigmente in die fertige Schuppe betrifft, so finden wir darüber ausführliche Angaben in der trefflichen Arbeit von Alfred Mayer[2]), in der uns der ganze Prozess an der Hand vorzüglicher Abbildungen eingehend geschildert wird. Uns interessiert hier besonders die Angabe (l. c. p. 223): „we see then, that the diffraction colors of the scales are provided for long before the scales show any trace of pigment within them; but as long as the scales remain full of protoplasma, they are as transparent as glass."

Auch auf dem Wege der Vergleichung lässt sich an den definitiven Schuppen verschiedener Arten oder verschiedener Parteien derselben Flügelfläche der Werdegang der Pigmentierung verfolgen, besonders wo es sich um Einwanderung dunkler Pigmente handelt. In beifolgenden Figuren gebe ich einzelne Stadien der Pigmentierung nach Mikrophotographien wieder.

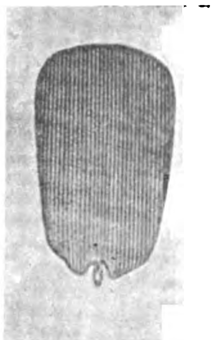
Es zeigt sich, dass die Pigmentierung von der Mittelrippe der Schuppe, der Fortsetzung des Stieles, ausgeht und sich von hier aus über die Schuppenfläche ausbreitet, wobei einzelne Rippen, stärker pigmentiert, plastisch hervortreten, und, was besonders interessant ist, die dunklen Seitenränder der Schuppe sich nach oben umbiegen (Fig. 8), wodurch die Refraktionsfähigkeit der Schuppenoberfläche aufgehoben wird. Bei solchen aus dem Grenzgebiet von Blau und Schwarz stammenden Schuppen der dunkelgesäumten Weibchen von *Lyc. jolas* lässt sich bei zweckentsprechender Beleuchtung zeigen, dass die zwischen den stärker erhabenen Leisten liegenden Partien der Schuppe noch blau glänzen. Ganz besonders instruktiv lässt sich die Verteilung der dunklen Pigmente von der Mittelrippe der Schuppe aus bei der melanotischen Form von *Amp. betularia* zeigen, der ab. *doubledayaria* (Fig. 10),

1) C. Semper. Über die Bildung der Flügelschuppen und Haare (Epidermalgebilde) bei den Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1875. VIII. p. 326—39.

2) Alfred Goldsborough Mayer. The Developpement of the Wing Scales and their Pigment in the Butterflies and Moths. Bullet. of the Mus. of Comp. Zool. Harw. Coll. XXIX 5 (1896).

wobei dieser Fall noch dadurch unser besonderes Interesse erregt, als es sich hier sicherlich um eine phylogenetisch jüngere Form

Fig. 6.



Lycaena icarus Rott.

Fig. 7.



Lycaena astrarche Bergstr.

Fig. 8.



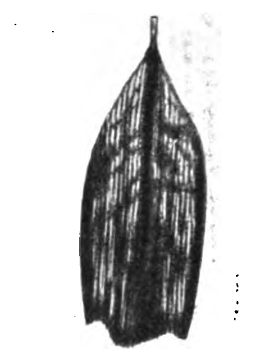
Lycaena astrarche Bergstr.

Fig. 9.



Morpho cypris.

Fig. 10.



Amphidasys betularia ab. *doubledayaria* Mill.

Fig. 6. Eine rein blaue Schuppe (sc. blau bei auffallendem Licht und dunklem Hintergrunde) von *Lycaena icarus* Rott.
Fig. 7. Eine dunkle Schuppe vom Weibchen von *Lycaena astrarche* Bergstr., halbpigmentiert.
Fig. 8. Eine Schuppe von *Lycaena astrarche* Bergstr., welche die Einlagerung der Pigmente zeigt.
Fig. 9. Eine Schuppe von *Morpho cypris,* sekundär verändert.
Fig. 10. Eine dunkle Schuppe von *Amphidasys betularia* ab. *doubledayaria* und zwar von einer Stelle des Flügelmittelfeldes, die bei der Stammart weiß ist.

handelt; den gewöhnlichen Schuppen der *A. betularia* fehlen diese dunklen Seitenäste, die von der Mittelrippe ausgehen.

Somit werden wir auch bei der ontogenetischen und vergleichenden Betrachtung der Schuppen zu dem Schluss geführt, dass die Strukturfarben das ursprüngliche, die auf Pigment beruhenden Färbungen das sekundäre sind. Dabei ist es selbstverständlich, dass einzelne Teile in der Zeichnung, wie z. B. die Gold- und Silberflecke bei den Plusien etc. erst wieder sekundär entstanden sein können, und es wird bei einer solchen Sachlage sofort klar, wie leicht glänzende Flecke, Augen, Schillerfarben etc. sekundär herausgebildet werden können, da die anatomischen Vorbedingungen dazu noch latent an den meisten Schuppen vorhanden sind.

Für unsere vorliegende Betrachtung aber ergibt sich:

1. dass bei den Lycaeniden die in beiden Geschlechtern sexuell wenig differenzierten blauen Arten den ursprünglichen Typus repräsentieren,

2. dass bei den Arten, bei denen das Männchen blau, das Weibchen braun ist, die dunkle Färbung der Weibchen eine Neuerwerbung ist,

3. dass die in beiden Geschlechtern dunklen Arten als die phylogenetisch jüngsten Formen der Gattung *Lycaena* zu betrachten sind.

Dieses Resultat der Schuppenuntersuchung aber deckt sich vollständig mit dem, was uns die vergleichende Untersuchung der Generationsorgane bei *Lycaena* und *Chrysophanes* gelehrt hat und wir sind somit auf zwei völlig verschiedenen Wegen zu demselben Ergebnis gekommen.

Daraus folgt nun weiter, dass wir die blaue Färbung der männlichen Bläulinge nicht, wie bisher üblich, als eine solche aufzufassen berechtigt sind, die durch sexuelle Zuchtwahl erst aus der braunen oder schwarzen Färbung hervorgegangen ist. Die Voraussetzung, dass etwa das leuchtende Blau der Männchen das Wohlgefallen der Weibchen wachruft und einen Erregungszustand hervorruft, enthält außerdem ein schwer kontrollierbares psychisches Moment, dem die schwerwiegende Tatsache gegenübersteht, dass bei den Schmetterlingen wohl ausnahmslos in erster Linie Duftapparate vorhanden sind, die der Erkennung und Erregung der Geschlechter dienen. Neben derartig wirkenden Duftapparaten — und gerade die männlichen Lycaeniden sind reich ausgestattet mit spezialisierten Duftapparaten — sich bei den Weibchen ein ästhetisches Wohlgefallen an lebhaftem Blau zu denken, ein Wohlgefallen, das zu einem mächtigen, umgestaltenden Faktor wird, hieße doch, eine Rechnung mit sehr unsichern Faktoren machen. Für die Erklärung der sekundär aufgetretenen dunklen Färbung der Weibchen bleibt uns immer noch ein weites Feld. Selbst wenn uns die Annahme einer größeren Schutzbedürftigkeit der Weibchen nicht befriedigt, dürfte der von Lord Walsingham zuerst (1885) ausgesprochene

und neuerdings von Ch. Schröder wieder aufgenommene Gedanke, dass bei der Färbung das Wärmeabsorptionsvermögen eine wichtige Rolle spiele, neue Ausblicke eröffnen.

In jedem Falle aber erweist sich die Gattung *Lycaena* als ein durchaus ungeeignetes Material, wenn es sich um Beweise für die Wirkung der geschlechtlichen Zuchtwahl handelt, und es zeigt sich zugleich an diesem Beispiel, dass eine eingehende Prüfung der Stützen dieser Theorie auch in anderen Fällen durchaus zu empfehlen ist.

Ähnlich stellt sich das Resultat unserer Untersuchungen an den Bläulingen zur „männlichen Präponderanz in der phyletischen Entwickelung". „Wir haben bei den Bläulingen eine ganze Anzahl von Arten, bei denen die braunen Weibchen zum Teil die blaue Färbung der Männchen annehmen, so z. B. ab. *callarga* Stgr. von *argyronomon* Bergstr. ab. *caerulescens* Pet. von *argus* L., ab. *ceronus* Esp. von *bellargus* Rott., ab. *syngrapha* Kef. von *coridon* Poda u. a. Da wir nun gesehen haben, dass auch bei den Weibchen die ursprüngliche Farbe die blaue ist, so ist die landläufige Auffassung, dass es sich hier um ein Übergehen eines von dem Männchen zuerst erworbenen Charakters auf das Weibchen handelt, mindestens mit großer Reserve aufzunehmen, da wir vielleicht ungezwungener in den blauen Weibchenformen einfache Rückschlagsformen zu sehen haben.

Ein einwandfreies Beweismaterial für die Wirkung der männlichen Präponderanz aber bieten diese Fälle in der Gattung *Lycaena* keineswegs. Denn wenn wir auch die Möglichkeit zugeben, dass bei den in beiden Geschlechtern dimorphen *Lycaena*-Formen die sporadisch auftretende blaue Färbung der Weibchen eine sekundäre Erwerbung im obigen Sinne sein könnte, so bietet doch die Annahme, dass es sich um einen Rückschlag auf die ursprüngliche blaue Färbung handle, eine ungleich größere Wahrscheinlichkeit, da jene Formen gerade in Jahren mit abnormen Temperaturen häufiger aufzutreten scheinen. Dagegen könnten wir bei den in beiden Geschlechtern sekundär braun gewordenen Arten vielmehr eine Präponderanz des weiblichen Geschlechtes annehmen. Bei den Schmetterlingen gerade haben wir eine Menge von Beispielen, wo neue Charaktere zuerst bei den Weibchen auftreten.

Zum Schluss will ich nicht unerwähnt lassen, dass meine Feststellung des phylogenetisch hohen Alters der Gattung *Lycaena* auf Grundlage der Sexualorgane durch A. Walter's Untersuchungen an den Mundteilen der Schmetterlinge[1]) nicht gestützt werden, da der Palpus maxillaris bei *Lycaena* stark verkümmert ist. Dies

1) A. Walter, Palpus maxillaris *Lepidopterum*. Diss. Jena 1884.

habe ich schon früher damit zu erklären gesucht, dass die leicht rudimentär werdenden Mundteile der Insekten mit ihren negativen Befunden ein nicht sehr zuverlässiges Material für phylogenetische Untersuchungen abgeben. Dagegen ist Dr. K. Jordan in seinen trefflichen Untersuchungen über die Fühlerbildung der Tagfalter (Contrib. to the Morphol. of *Lepidoptera* Novit. Zool. V, 1898), sowie über das Mesosternit (Ber. d. Internat. Zool. Kongr. 1902) in bezug auf die Lycaeniden zu einem Resultat gekommen, das mit meinen Untersuchungen in bester Harmonie steht.

Hinzufügen kann ich noch, dass auch die Untersuchung der weiblichen Generationsorgane in bezug auf die phyletische Entwickelung der Lycaenidengenera zu demselben Resultat geführt hat, wie die Berücksichtigung der Hodenbildung. Nachdem es mir gelungen war, in der Bildung des Ductus seminalis — des Verbindungskanales zwischen Bursa copulatrix und Oviduct (resp. Receptaculum seminis) — ein überaus wertvolles Kriterium für phylogenetische Untersuchungen der Lepidopteren zu finden (cf. meine oben zitierte Arbeit p. 62) habe ich die Gattungen der *Lycaenidae* daraufhin untersucht und folgendes gefunden: Bei den nach der Hodenbildung primitivsten Repräsentanten, den Arten der Gattung *Lycaena*, geht der Ductus seminalis vom Ostium bursae zum Oviduct hinüber, was ein durchaus primitives Verhalten bedeutet. Bei den Feuerfaltern, *Chrysophanus*, ist der Ductus seminalis schon am Ductus bursae in die Höhe gerückt und zweigt sich vom mittleren oder oberen Teil desselben ab. Bei der Gattung *Thecla* (*Zephyrus* etc.) endlich zeigt sich, als Zeichen stärkster sekundärer Umbildung, der Ductus seminalis vom Bursasack selbst abgehend. Dieser letztere Befund ist um so bemerkenswerter, als er überhaupt bei Tagfaltern selten vorkommt und es kann dabei kaum ein Zweifel darüber aufkommen, dass wir in der Gattung *Thecla* die jüngsten Repräsentanten der *Lycaenidae* zu sehen haben. Dementsprechend beobachtet man auch bei *Chrysophanus* und *Thecla* eine vollständige Verschmelzung der bei den primitiven *Lycaena*-Arten noch paarig getrennten Hodenkugeln.

Nachwort. Vorstehende Arbeit war bereits im Jahre 1905 in der Reinschrift fertig, musste aber der Revolutionswirren wegen liegen bleiben. Obwohl nun im Jahre 1906 mehrere wertvolle Arbeiten über Schmetterlingsschuppen erschienen sind, habe ich dennoch für die vorliegenden Betrachtungen keinen Anlass finden können, irgend etwas abzuändern oder hinzuzufügen.

Reval im Januar 1907.

Erklärung der Textfiguren.

Fig. 1. Hoden von *Lycaena iolas* O.
„ 2. „ „ „ *arion* L.
„ 3. „ „ „ *icarus* Rott.

Fig. 4. Hoden von *Lycaena astrarche* Bergstr.

„ 5. „ „ „ *eumedon* Esp.

„ 6. Schuppe von *Lycaena icarus* Rott. bei durchfallendem Licht hellgelblich, bei auffallendem Licht und dunklem Hintergrunde blau erscheinend.

„ 7. Schuppe von *Lycaena astrarche* Bergstr. In der Spitzenhälfte durch Einlagerung dunkler Pigmente braun, in der Wurzelhälfte, die in ihrer natürlichen Lage auf dem Flügel von der folgenden Schuppe überlagert ist, bei auffallendem Licht und dunklem Hintergrunde blau erscheinend.

„ 8. Schuppe von *Lycaena astrarche* Bergstr., welche zeigt, wie die Einlagerung der dunklen Pigmente von der Mittelrippe der Schuppe ausgeht. Die aufgebogenen Seitenränder der Schuppe sind stärker pigmentiert.

„ 9. Schuppe (blaue) von *Morpho cypris*. Hier zeigt sich eine sekundär modifizierte Oberflächenstruktur der Schuppe, entsprechend der sekundär stark veränderten Familie der *Morphidae*. Die ursprünglichen regelmäßigen Längsleisten der Schuppen von *Lycaena* und anderen Tagfaltern haben hier unregelmäßigen Bildungen Platz gemacht.

„ 10. Schuppe von *Amphidasys* ab. *doubledayaria* Mill., der melanotischen Form von *A. betularia* L. und zwar von einer Stelle des Vorderflügels, die bei der Stammform weiß ist. Man kann auch hier die sekundäre Einwanderung der Pigmente von der Mittelrippe der Schuppe aus deutlich verfolgen.

Coregonus wartmanni Bloch und macrophthalmus Nüssl.

Differentialdiagnose für das Stadium der Dottersackbrut.

Von Prof. Dr. O. Nüsslin-Karlsruhe.

Die eben ausgeschlüpften Dottersackfische von *Coregonus wartmanni* Bloch, Blaufelchen, und *C. macrophthalmus* Nüssl., Gangfisch, lassen sich durch eine größere Anzahl von leicht erkennbaren und sicheren Merkmalen spezifisch unterscheiden.

Die Unterscheidungsmerkmale zerfallen in drei Gruppen: I. Merkmale, die mit Unterscheidungsmerkmalen der Eier der beiden Arten in Korrespondenz stehen; II. Merkmale, die denen der erwachsenen Fische entsprechen, und III. spezifische Merkmale der Dottersackbrutperiode.

I. Mit Merkmalen der Eier korrespondierende Unterscheidungsmerkmale.

1. Der ausgeschlüpfte Blaufelchen-Dottersackfisch ist wesentlich kleiner als der Gangfisch, er misst 9—9,5 mm, der Gangfisch in diesem Stadium 11—12,5 mm Gesamtlänge. Der erwachsene Gangfisch ist dagegen umgekehrt nur etwa halb so lang als der Blaufelchen.

Was die Eier betrifft, so habe ich früher[1]) für das angebrütete Blaufelchenei im Durchschnitt 2,3 mm (Minimum und Maximum 2,1 und 2,5), für das Gangfischei 3 mm (Minimum und Maximum 2,6 und 3,3) angegeben. Es waren dies die Resultate von Messungen,

1) Nüsslin, Über Unterschiede bei den Eiern der Coregonenarten. Allg. Fisch.-Ztg. 1891, Nr. 4.

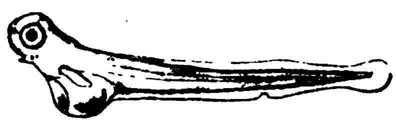
die in den Jahren 1881—1890 mittelst Glasmikrometer und Lupe, teils an einzelnen, teils an je 10 und mehr in Reihen und Glasröhren liegenden Eiern vorgenommen worden sind.

Neuerdings habe ich einen Apparat[1]) fertigen lassen, der unter mikroskopisch genauer Messung etwas andere, beim Blaufelchen größere Durchschnitte ergeben hatte, und zwar 2,53 mm.

Auch die Resultate R. Lauterborn's, der jüngstens die Galton'schen Kurven für die Eiergrößen beider Felchenarten konstruiert hat, ergaben insbesondere für den Blaufelchen größere[2]) Mittelzahlen.

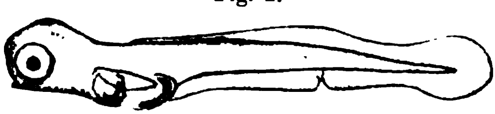
In den Fischzuchtanstalten am Bodensee wird von den sachverständigen Aufsehern angegeben, dass in 1 Liter rund 71000 Stück Blaufelchen-, 43000 Stück Gangfischeier gehen. Diese Zahlen müssen natürlich in ungefähr umgekehrter Proportion zu den Durchmessern in der dritten Dimension stehen. Nehmen wir das Gangfischei zu 3 mm, so käme durch Rechnung das Ei des Blaufelchen auf 2,54 mm[3]). Ganz genau braucht diese Proportion nicht zu stimmen, da das Blaufelchenei viel fester ist und daher dem Druck (durch Abplattung) weniger nachgibt, auch eine schwächere Gallertschicht besitzt, die bei der optischen Messung nicht mitgerechnet ist, da ihre Grenzen nur bei stärkerer Vergrößerung erkennbar sind.

Fig. 1.



Blaufelchenbrut. 2 Tage alt. $5^1/_2/1$.

Fig. 2.



Gangfisch. 3 Tage alt. $5^1/_2/1$.

Nehmen wir die Längen der Dottersackfische Gangfisch und Blaufelchen zu 12 und 9,3 mm (Durchschnitt), so bekämen wir bei Voraussetzung von 3 mm Durchmesser für das Gangfischei und in Proportionsetzung von Dottersackfischlänge und Eidurchmesser für das Blaufelchei 2,3 mm Durchmesser[4]).

Eiergröße und Dottersackfischgröße stehen bei Blaufelchen und Gangfisch also deutlich in Korrespondenz.

2. Die jung ausgeschlüpften Blaufelchen haben vorn am Dottersack eine stark gewölbt-linsenförmige Ansammlung von deutlich

1) Der Apparat ist ein Mikroskop mit Fadenkreuz im Okular und einer auf 5 Mikro genau messenden Einrichtung des Objekttisches.

2) Nach gefälliger Mitteilung des Herrn Kollegen Lauterborn. Die Differenz zwischen den Angaben über die Eiergröße des Blaufelchen von früher und jetzt ist zum Teil auch auf die andere Herkunft der Eier zu setzen. Bis 1891 bezog ich die Blaufelcheneier nur aus Langenargen, später von anderen Seeorten, da sich seitdem der Blaufelchenfang zur Laichzeit etwa um das 20fache ausgedehnt hat.

3) $71 : 43 = 3^3 : 2{,}54^3$.

4) $12 : 9{,}54 = 3 : 2{,}3$.

hellkupferrötlich gefärbtem Öl, während die entsprechende Anhäufung am Dottersack der Gangfischbrut etwas massiger, aber ganz hellgelblich gefärbt erscheint (Fig. 1 u. 2). Dieser Unterschied ist ebenso deutlich wie konstant. Auch hierbei ist die Korrespondenz mit den entsprechenden Merkmalen der Eier[1]) beider Fische eine vollständige, wie übrigens vorauszusetzen war.

Gegen Ende der Embryonalperiode fließen die anfangs getrennten, um den animalen Pol gelagerten Ölkugeln, zu immer größeren Massen zusammen, bis sie zu einer einzigen Masse zusammentreten. Ihre Lage beim Embryo ist stets eine obere, beim Dottersackfisch eine untere.

3. Zweifellos ist die Dottersackbrut des Blaufelchen auch spezifisch schwerer ist als diejenige des Gangfischs, wie es auch bei den Eiern der Fall ist[2]). Jedoch ist die beiderseitige Korrespondenz wohl keineswegs auch kausal-kongruent. Das Blaufelchenei ist schwerer infolge seiner dichter konstruierten Schale, die Blaufelchenbrut dagegen durch den im Verhältnis zum Körper viel größeren Dottersack.

Nur in bezug auf die bei Blaufelchenbrut und -ei dem Gangfisch gegenüber geringere Ölmasse, welche das spezifische Gewicht von Brut und Ei zweifellos beeinflusst, ließe sich eine vollständige Korrespondenz im obigen Sinne annehmen.

Dass die Blaufelchenbrut viel schwerer erscheint, als sie wirklich ist, rührt von der relativ geringeren Entwickelung ihrer Brustflossen sowie ihres unpaaren Flossensaums her, infolgedessen ihre Schwimmfähigkeit eine geringere ist, wie später noch besprochen werden soll.

II. Merkmale, welche für Brut und erwachsene Fische gleichlaufend sind.

4. Das größere Auge des Gangfisches, dem zuliebe ich einst den Speziesnamen gewählt hatte (*C. macrophthalmus* Nüssl.), erscheint auch schon beim Dottersackfisch mit auffallender Deutlichkeit (Fig. 1, 2, 3, 4). Bei den zur Zeichnung benützten Exemplaren war für das Auge das Verhältnis von Blaufelchen- zu Gangfischbrut, wie 7 zu 8,2 % der Körperlänge (ohne Flossensaum). Bei erwachsenen Fischen ist dasselbe im Durchschnitt wie 3,7 zu 5 %[3]).

5. Auch der Kopf der Gangfischbrut erscheint größer, und zwar länger und dicker als bei der Blaufelchenbrut.

6. Eines der auffälligsten Merkmale ist die schwache Pigmentierung der Blaufelchenbrut im Gegensatz zu der schon im Ei ausgesprochenen Pigmentierung des Gangfischs, vor allem in

1) l. c. S. 44 u. 46 unter III u. IV.

2) l. c. S. 46. V.

3) Zool. Anz. 1903, S. 405 u. 406.

bezug auf den Kopfrücken (Fig. 3, 4, 5 u. 6). Nicht selten hat der Blaufelchen im ausgeschlüpften Stadium noch gar kein, oder doch erst bei 10facher Vergrößerung als winzige Punkte sichtbares Pigment auf dem Kopfrücken. Der Gangfisch ist dagegen im gleichen Stadium mit wohlentwickelten, zwischen den Augen nach hinten gelagerten Pigmentzellen versehen, die das bloße Auge leicht erkennt. Auch im weiteren Verlauf ist dieser Unterschied immer deutlich (Fig. 5 u. 6). Bei der 20 Tage alten Dottersackbrut sind die zahlreichen schwarzen Pigmentzellen auf dem Gangfischkopf nur noch durch sehr schmale pigmentlose Zwischenstraßen getrennt, während beim Blaufelchen jetzt einzelne, insbesondere vier größere Pigmentzellen an den Ecken eines geräumigen pigmentlosen Vierecks auftreten (Fig. 5 u. 6).

Vergleichen wir mit diesem Verhalten der Dottersackfische dasjenige der Erwachsenen beider Arten, so finden wir eine vollständige Korrespondenz[1]): „Beim Gangfisch ist der Kopfrücken und

Fig. 3.



Fig. 4.

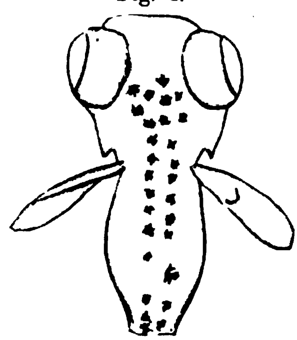


Fig. 3. Blaufelchenbrut. 2 Tage alt, von oben. 10/1.

Fig. 4. Gangfischbrut. 3 Tage alt, von oben. 10|1.

der Körperrücken ziemlich intensiv pigmentiert . . .“ „Beim Blaufelchen dagegen ist der Rücken heller . . .“ „Sehr charakteristisch ist ferner, dass beim Gangfisch . . . die Orbitalia und Opercula . . . feine dichtgelagerte Pigmentfleckchen tragen, während der junge Blaufelchen, meist auch der alte, auf den Orbitalia und Opercula meist pigmentlos ist.“ „Die Pigmentierung beider Fische ist durchaus verschieden. Insbesondere ist der Kopfrücken des Gangfisches, aber auch die Kopfseite wesentlich dunkler pigmentiert, als beim Blaufelchen . . .[2]).“

Von allen Merkmalen sind das kleinere Auge und die Pigmentarmut am Kopfe des Blaufelchen von ganz besonderer Bedeutung, weil wir durch das frühzeitige und schon ins embryonale Leben zurückgreifende Auftreten derselben eine Vorstellung von ihrem tief in das Konstitutionelle eingedrungenen Charakter und phylogenetischen Alter gewinnen.

1) Nüsslin, „Beitr. z. Kenntn. d. *Coregonus*-Arten . . .“ Zool. Anz. 1882, S. 187.
2) Derselbe Allg. Fisch.-Ztg. 1901, S. 278.

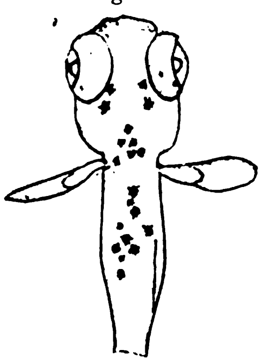
III. Spezifische Merkmale der Dottersackperiode.

7. Den Übergang von den Merkmalen der II. Kategorie bildet zunächst das Größen-(Längen-)Verhältnis der Brustflosse beider Arten.

Beim jung ausgeschlüpften Dottersackfisch ist die Brustflosse des Gangfisches größer als diejenige des Blaufelchen, bei ersterem $15^0/_0$, bei letzterem $11{,}5^0/_0$ der Körperlänge (Fig. 3 u. 4). Beim erwachsenen Gangfisch[1]) beträgt ihre Länge durchschnittlich $15{,}3^0/_0$ (Minimum und Maximum : $13{,}6^0/_0$ und $17{,}3^0/_0$); sie ist meist auch hier etwas länger als beim Blaufelchen[2]), doch nicht mehr konstant und meist nur ein Zehntel eines Prozentes. Deshalb stellten wir diesen Differentialcharakter in die Kategorie III.

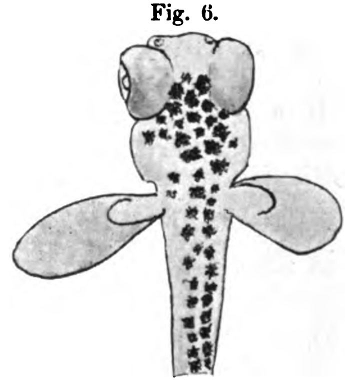
8. Ebendahin gehört auch das Merkmal des deutlich höheren breiteren) unpaaren Flossensaumes beim Gangfisch gegenüber

Fig. 5.



Blaufelchenbrut. 19 Tage alt, von oben. 10/1.

Fig. 6.



Gangfischbrut. 20 Tage alt, von oben. 10/1.

dem Blaufelchen (Fig. 1 u. 2). Es erhält sich dieses Merkmal auch noch im späteren, ca. 20 Tage alten Stadium der Brut. Ganz besonders ist auch die primäre Schwanzflosse beim Gangfisch deutlich größer.

Die Merkmale 7. und 8. befähigen die Gangfischbrut an sich schon zu ganz wesentlich größerer, leichterer und sicherer Schwimmbewegung.

9. Die Blaufelchenbrut ist im Anfangsstadium durch einen größeren, mehr kugeligen, viel dickeren und tiefer herabhängenden Dottersack[3]) von der Gangfischbrut unterschieden, bei welcher der Dottersack länglicher, schmäler und schlanker gestaltet ist und infolgedessen wenig herabhängt (Fig. 1 u. 2).

Von der Seite gesehen erscheint das Bauchprofil der jüngsten

1) „Beiträge . . .“ Zool. Anz. 1882, S. 173.
2) Ebenda S. 186.
3) Die Blaufelchendottersackbrut steht hierdurch zwischen Äsche und Gangfisch.

Blaufelchenbrut durch die ventrale Dottersacklinie halbkreisförmig konvex nach unten gebogen, während die Gangfischbrut eine langgezogene, schwach konvexe, fast in gleicher Linie mit dem Unterkieferkinnprofil sich fortsetzende Ventrallinie zeigt.

Vom Rücken gesehen ist beim Blaufelchen die Dottersackgegend breiter, beim Gangfisch schmäler als die größte Augenbreite am Kopfe (Fig. 3 u. 4). Der Differentialcharakter des Dottersackes ist neben demjenigen der Dotterölfärbung der leicht sichtbarste, er ist auch infolge der Beeinflussung der Schwimmbewegung das charakteristischste Unterscheidungsmerkmal.

Durch seinen großen schweren Dottersack, durch seine kurzen Brustflossen und den schmalen unpaaren Flossensaum ist der Blaufelchendottersackfisch

10. ein schlechter zappelnder Schwimmer, der sich nur schwer in einer Wasserhöhe halten kann, nach einiger Zeit immer wieder herabsinkt, im Aquarium eine Zeit lang auf dem Boden ruht, um sich dann wieder nach oben zu erheben.

Der Gangfisch dagegen schwimmt sicher und ruhig, hält sich viel länger oben, längere Zeit an der Oberfläche des Wassers verbleibend. Nach einigen Tagen gestattet die Schwimmbefähigung des Gangfisches rapide fluchtartige Bewegungen, welche beim Blaufelchen erst viel später vorkommen.

11. Wohl infolge des großen und herabgewölbten Dottersackes ist bei der jungen Blaufelchenbrut die Mundöffnung unterständig und zurückliegend, beim Gangfisch dagegen fast endständig (Fig. 1 u. 2), ein Unterschied, der später verschwindet, ja sich eher umkehrt, da die obere Gangfischkinnlade oft plump und gewölbt erscheint im Gegensatz zu der schlanken Blaufelchenkopfspitze[1]).

Wenn wir die geschilderten Unterschiede in Beziehung zu der uns bisher bekannten Fortpflanzungsbiologie der beiden Coregonenarten setzen, so wird unser Verständnis wesentlich erleichtert und erhellt.

Wir wissen, dass der pelagisch laichende Blaufelchen seine Eier in gewaltige Tiefen bis etwa 250 m fallen lässt und dass in dieser Tiefe die Eier und die junge Dottersackbrut ihre Entwickelung durchmachen, dass dagegen der Gangfisch an flachen Stellen laicht, insbesondere an den Stellen des fließenden Rheins zwischen Konstanz und Ermatingen, teils am flachen Ufer, teils an der Halde, wo die größte Wassertiefe des Bodens nur 11—13 m beträgt.

Dem Herabsinken in große Tiefen ist das Blaufelchenei durch sein größeres spezifisches Gewicht, dem Aufenthalt unter dem hohen Druck in der Tiefe (bis ca. 24 Atmosphären) durch seine festere Eischale angepasst. Dem kleineren Ei des Blaufelchen ent-

1) Vgl. Fig. 1 u. 2 Beitr. Zool. Anz. 1882, S. 78.

spricht die kleinere Brut, dem Aufenthalt in lichtloser Tiefe die geringe Pigmententwickelung, dem Aufenthalt am Boden der schwere Dottersack, die schwächere Flossenentwickelung, die schwerfälligeren Schwimmbewegungen. Die Ernährungsbedingungen für die Brut sind monotone. Die Nauplien des *Cyclops viridis*, var. *caecus*[1]) Hofer, der *Candona lucens*[1]), vielleicht auch der Polyphemiden *Leptodora* und *Bythotrephes*, deren Wintereier im November, Dezember gleichfalls zu Boden gefallen sind, dienen wohl der fraßfähig gewordenen Blaufelchenbrut zur ersten Nahrung, alle zusammen eine Art Tiefenplankton bildend.

Ganz anders ist das Leben der Gangfischbrut.

Dem Lichte ausgesetzt, daher frühzeitig pigmentiert, von flinken Räubern umgeben, daher frühzeitig gewandt und rasch schwimmfähig, deshalb mit leichterem Dottersack und kräftigeren Flossen versehen, muss die Gangfischbrut auch dem Blaufelchen gegenüber extrem verschiedene Organentwickelungen und Befähigungen zeigen.

So werden uns die körperlichen Verschiedenheiten der beiden Fischarten verständlich, und wir begreifen zugleich, warum diese beiden Arten die größte Divergenz im Stadium von Ei und Jungbrut zeigen muss, da mit dem zunehmenden Alter die Lebensweise immer gleichartiger wird.

Am Ei[2]) und am jungen Dottersackfisch ist daher die Differentialdiagnose für beide Arten am leichtesten und sichersten zu stellen.

Hier sei nur beiläufig bemerkt, wie unrationell gerade beim Blaufelchen die Eierausbrütung in Brutanstalten und die spätere Aussetzung der Brut, wie ungünstig deren Effekt sein muss. Zuerst erfolgt die Ausbrütung im Lichte und unter einer Atmosphäre Druck, bei meist wechselnder Temperatur und wirbelnder Bewegung, also unter extrem naturwidrigen Bedingungen. Die nachher versenkte Brut wird infolge ihrer geringen Schwimmbefähigung allmählich zu Boden sinken und sich nachträglich dem hohen Druck und der lichtlosen Tiefe anpassen müssen.

Da scheint doch die sofortige Versenkung der künstlich befruchteten Eier an den natürlichen Laichplätzen weitaus den Vorzug zu verdienen, die sogen. „Fischzucht vom Schiffe aus“[3]).

Im obigen sind 11 Merkmale zur Unterscheidung von Blaufelchen- und Gangfischbrut nachgewiesen worden, welche zum

---

1) Vgl. Allg. Fisch.-Ztg. 1891, S. 45, wo ich dieses zum erstenmal hervorgehoben habe, ehe mir noch die Differenzen der Jungbrut bekannt waren.

2) Vgl. meinen Aufsatz „Die Fischereiverhältnisse am Bodensee“ Stett. Fisch.-Ztg. 1882, Nr. 8 u. 9.

3) Nach der Bestimmung Prof. Bruno Hofer's „Die Verbreitung der Tierwelt im Bodensee.“ Schriften des Vereins für Geschichte des Bodensees. Lindau 1896.

größten Teil in voller Übereinstimmung mit den früher aufgestellten Differentialcharakteren für die Eier und für die Erwachsenen beider Fischarten stehen.

Sie dürften wohl eine endgültige Entscheidung, ebensowohl in bezug auf die Artberechtigung, als auch in bezug auf die Namengebung der von mir *Coregonus macrophthalmus* genannten Spezies geben und zeigen, wie hinfällig die Zweifel an dem Artcharakter des Gangfisches und wie ungerecht die noch von einzelnen Zoologen festgehaltene Umtaufung in exiguus Klemzinger gewesen ist.

Dr. Gustav Hegi und Dr. Gustav Dunzinger, Illustrierte Flora von Mitteleuropa,

mit besonderer Berücksichtigung von Deutschland, Österreich und der Schweiz.

Zum Gebrauch in den Schulen und zum Selbstunterricht. 4°, München, J. F. Lehmann's Verlag.

Die beiden Herausgeber und der Verlag sind manchem Pflanzenfreund schon durch die kleine Alpenflora wohl bekannt, die vor 2 Jahren an dieser Stelle angezeigt wurde. Nun haben sie sich zu einem außerordentlich groß angelegten Werk verbunden: in 70 monatlichen Lieferungen und auf 280 Farbendrucktafeln sollen etwa 1500 für Mitteleuropa charakteristische Arten abgebildet werden, außerdem im Text aber eine vollständige Flora, mit Berücksichtigung aller Arten, Varietäten und der Standorte geboten werden.

Bisher liegen 5 Lieferungen und einige Probetafeln vor. In diesen Lieferungen werden die Gefäßkryptogamen, die Gymnospermen und schon einige Monokotylen behandelt. Sie geben demnach keine Gelegenheit zur Entfaltung von Farbenpracht, aber die außerordentliche Naturtreue und künstlerische Vollendung in der Wiedergabe des ganzen Habitus wie der feinsten Farbennuancen kommt bei der Darstellung der Farne, der Schachtelhalme, der Koniferenblüten, der Potamogetonarten voll zur Geltung. Der Text überrascht durch seine Reichhaltigkeit. Dem ganzen Werke soll ein Abriss der Pflanzenanatomie vorausgeschickt werden, von dem ein guter Teil auf 23 Seiten bisher erschienen ist; fast jede derselben enthält eine Anzahl außerordentlich schöner und klarer Abbildungen in Schwarzdruck. Ebensolche sind auch in den Florentext reichlich eingefügt und immer zweckentsprechend und vortrefflich, ob sie nun den Habitus seltener kleiner Farnarten wiedergeben, Querschnitte von Pflanzenteilen im Lupen- oder mikroskopischen Bild oder einzelne wichtige Organe in Vergrößerung darstellen oder — eine sehr dankenswerte Neuerung in einer Flora — Photographien charakteristischer Baumformen sind. Eine ebenso zweckmäßige Neuerung ist es, dass 2 der Buntdrucktafeln einer zugleich der Anatomie, der Systematik und der Biologie dienenden Übersicht über die charakteristischen Organe einer natürlichen Gruppe gewidmet sind: so Tafel 1, auf der Sporangien, Sporen und Prothallien der Gefäß-

kryptogamen und Tafel 12, auf der Blüten, Früchte und Blätter der Gymnospermen als „Einleitung“ zu den betreffenden Abschnitten zusammengestellt sind. Solche wichtige Teile in besonderer Darstellung, häufig vergrößert, fehlen aber auch auf den übrigen, die einzelnen Arten darstellenden Tafeln durchaus nicht.

So übertrifft diese neue Flora an Menge des dargestellten und an Schönheit der Abbildungen auch die besten früheren Werke. Und dem steht der Text in seiner Reichhaltigkeit würdig zur Seite. Er scheint wirklich alles zu bieten, was man in einer Flora suchen kann. Außer einer genauen Speziesdiagnose, Beschreibung der Varietäten und sogar von Missbildungen, dichotomischen Bestimmungstabellen für die Familien und die Genera, und genauen Angaben über die geographische Verbreitung der betreffenden Arten im deutschen Sprachgebiet gibt er noch allgemeine Schilderungen der Klassen und Familien, ihrer geographischen Verbreitung und der der beschriebenen Arten auch außerhalb des Florengebietes, erwähnt die systematisch wichtigen, im Florengebiet nicht vorkommenden oder ausgestorbenen Gruppen, belehrt über die Verwendung der Pflanzen u. s. w. Auffallend ausführlich ist der philologische Teil; es werden nicht nur alle wissenschaftlichen Namen etymologisch erklärt, sondern auch alle deutschen und, soweit sie in das Florengebiet fallen, französischen und italienischen Trivialnamen mit genauer Berücksichtigung aller Mundarten werden aufgeführt und abgeleitet; auch die Bedeutung der Arten im Volksglauben, in Märchen und anderes wird dabei noch erwähnt. Und endlich werden auch die Biologie und die Pflanzenphysiologie mehr als sonst in Florenwerken berücksichtigt.

Alles in allem ist diese Flora ein Werk, das jedem Pflanzenfreund und Sammler, vom Systematiker und Kenner einzelner Gruppen bis zum Dilettanten, der sich am Wiedererkennen der typischen Formen nach den Tafelabbildungen genügen lässt, etwas bieten wird. Ganz besonders wertvoll wird es für den Unterricht sein.

Um aber auch einen tadelnden Vermerk nicht zu unterdrücken, sei angeführt, dass eine Angabe des Größenverhältnisses der Abbildungen fast durchweg fehlt. Da sehr viele Einzelteile und z. B. auch Durchschnitte in nicht unbedeutender Vergrößerung aufgenommen sind, wären genaue Angaben derselben erforderlich. Dieser Wunsch wird bei den Erläuterungen zu den Tafeln und Textbildern der späteren Lieferungen vielleicht noch berücksichtigt werden können. Dass die Farbentafeln, auf denen meist 4—5 Arten im Habitus und oft in vielen Einzelteilen dargestellt sind, etwas überfüllt sind, ist den Herausgebern bekannt, aber bei der Fülle des gebotenen unvermeidlich. Dass die Nummern, mit denen die einzelnen Abbildungen bezeichnet sind, in einem so blassen Grau gedruckt sind, ist wohl dem künstlerischen Eindrucke der Tafeln, nicht aber der Orientierung des wissbegierigen Betrachters förderlich.

W.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der kgl. bayer. Hof- u. Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik — Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

XXVII. Bd. **15. Juli 1907.** **№ 15.**

Die Veränderung des Körpergewichtes bei hungernden Schmetterlingen.

Von Dr. M. Gräfin von Linden (Bonn).

Viele Schmetterlinge können Tage und Wochen lang am Leben erhalten werden, ohne dass ihnen Nahrung geboten wird und es ist dabei nicht ein notwendiges Erfordernis, dass sie durch Anwendung niederer Temperaturgrade in lethargischen Zustand versetzt und daran verhindert werden, ihre Muskeltätigkeit zu entfalten. Ich hatte selbst bei meinen Versuchen mit *Vanessa urticae* und *io* wiederholt beobachtet, dass die Falter sogar während der warmen Sommermonate eine Reihe von Tagen hungernd verbrachten und täglich stundenlang lebhaft in ihrem Behälter umher flatterten.

Da wir durch die Untersuchungen von Bachmetjeff[1]) wissen, dass die Schmetterlinge beim Summen ihre Eigenwärme, die im Ruhezustand der Temperatur der umgebenden Luft nahezu ent-

1) P. Bachmetjeff: Lähmung bei Lepidopteren infolge erhöhter Temperatur ihres Körpers. Soc. entomologica. Jahrg. XV, 1900.

spricht, in sehr bedeutender Weise — über 10° C. — erhöhen können, dass sie somit bei ihren Bewegungen große Wärmemengen produzieren, so ist zu erwarten, dass der hungernde Schmetterling, der nicht bewegungslos gehalten wird, bedeutende Mengen seiner Körpersubstanz einschmelzen wird. Der Schmetterling lebt auf Kosten der in seinem Körper aufgehäuften Reservestoffe, und wenn diese nicht mehr ausreichen, auf Kosten seiner Gewebe, und dieser Substanzverlust muss in einem mehr oder weniger bedeutenden Sinken des Körpergewichtes zum Ausdruck kommen. Es schien mir nicht uninteressant, festzustellen, wie groß diese Gewichtsabnahmen beim lebenden Schmetterling sind, ob der Verbrauch an Körpermaterial ein gleichmäßiger ist, oder ob er in einer Lebensperiode mehr gesteigert wird wie in der anderen; ferner schien es mir von Bedeutung, zu verfolgen, wie viel ein Falter von seiner Körpersubstanz überhaupt verlieren kann, ehe tödliche Erschöpfung eintritt.

Die Gewichtsbestimmungen wurden an einem Schmetterling von *P. podalirius* und an zwei Faltern der *Hylophila prasinana* vorgenommen. Alle drei Falter hatten von Januar an ihre Puppenruhe in einem Behälter verbracht, der mit atmosphärischer Luft erfüllt und dessen Luftraum mit Wasserdampf gesättigt war. Die Puppen befanden sich während dieser ganzen Zeit im warmen Zimmer. Die beiden Falter von *Hylophila prasinana* schlüpften zuerst am 15. bezw. 19. Februar. Der Falter vom 15. Februar wog beim Ausschlüpfen, zu Beginn des Experimentes, mit seiner Puppenhülle 0,147 g. Der Schmetterling war tagsüber so lebhaft, dass er sich bis zum 23. Februar die Flügelspitzen bereits stark abgeflogen hatte, er schwirrte oft 10—15 Minuten unaufhörlich an den Wänden seines Glasbehälters umher. Sein ganzes Leben währte 11 Tage, vom 15. bis 26. Februar, und die Gewichtsveränderungen, die er während dieser Zeit erlitt, sind die folgenden:

15. II.	= 0,1470 g		
16. II.	= 0,1484 „	+ 0,0014 g	
17. II.	= 0,1340 „	— 0,0144 „	
18. II.	= 0,1110 „	— 0,0230 „	Der Schmetterling hat einen Tropfen gelbe Flüssigkeit abgegeben.
19. II.	= 0,1090 „	— 0,0020 „	
20. II.	= 0,0910 „	— 0,0180 „	
21. II.	= 0,0950 „	+ 0,0040 „	
22. II.	= 0,0900 „	— 0,0050 „	
23. II.	= 0,1060 „	+ 0,0160 „	
24. II.	= 0,0864 „	— 0,0196 „	
26. II.	= 0,0840 „	— 0,0024 „	

Gesamtabnahme = 0,0630 g.

Der Schmetterling hatte somit während seiner ganzen Lebensdauer, also während 11 Tagen, um 0,0630 g abgenommen, er hatte etwa die Hälfte seines Körpergewichtes, d. h. 42,86 $^0/_0$ eingebüßt. Durchschnittlich würde danach auf einen Tag eine Gewichtsabnahme von 0,0057 g fallen. Wenn wir uns aber den Verlauf der Gewichtskurve eingehender betrachten, so zeigt es sich, dass die Verluste während der Lebenszeit des Schmetterlings keine ganz gleichmäßigen sind. Diese Ungleichmäßigkeit im Substanzverbrauch tritt am deutlichsten hervor, wenn wir die Lebenszeit des Schmetterlings in drei Perioden einteilen, von denen die beiden ersten je 3 Tage, die letzte 4 Tage umfasst. Auf diese Weise bekommen wir als Durchschnittszahl der täglichen Abnahme in der ersten Periode 15. bis 18. Februar = **0,018 g**, in der zweiten Periode 18. bis 21. Februar = **0,0058 g**, in der dritten Periode 21. bis 26. Februar = **0,0027 g**. Mit anderen Worten: in den ersten Tagen nach dem Verlassen der Puppenhülle nahm der Falter am meisten an Gewicht ab, was damit zu erklären ist, dass in dieser Zeit die in dem Darm angesammelten Säfte nach außen abgegeben werden. Die Gewichtsabnahme in der zweiten Periode betrug durchschnittlich nur die Hälfte der ersten 3 Tage, war aber doppelt so groß wie der Gewichtsverlust, der sich in den letzten 4 Tagen feststellen ließ. Es hängt dies wohl damit zusammen, dass in der zweiten Periode die Beweglichkeit des Schmetterlings sehr groß gewesen ist, was namentlich in den letzten 2 Tagen nicht mehr im selben Maße der Fall war.

Am auffallendsten bei der Gewichtsveränderung des Falters ist die Erscheinung, dass an drei verschiedenen Tagen statt einer Gewichtsabnahme eine Zunahme zu verzeichnen war. Diese Gewichtszunahme betrug am ersten Tag, den 15. Februar 0,0014 g, am 20. Februar 0,0040 g und am 23. Februar sogar 0,016 g. Da eine Aufnahme von Nahrung von seiten des Falters ausgeschlossen war, so ist es sehr schwer, diese Zunahmen zu erklären. Vielleicht dürfte dieselbe darauf zurückgeführt werden, dass sich gegen Morgen der Behälter, in dem sich der Falter befand, abkühlte, so dass sich der Wasserdampf, zu Tropfen kondensiert, an dessen Wände niederschlug. Vielleicht hatte der Falter von diesen Tropfen aufgesaugt. Wäre diese Erklärung unrichtig, so könnte nur an eine Assimilation luftförmiger Substanzen gedacht werden, wofür beim Schmetterling bis jetzt keinerlei Erfahrungen sprechen.

Ganz ähnliche Resultate ergaben auch die Gewichtsbestimmungen beim zweiten Falter von *Hylophila prasinana*, der am 19. Februar die Puppenhülle verließ, nur war seine Lebensdauer eine erheblich längere, sie währte 17 Tage statt 11 Tage. Die Gewichtsverluste, die er wärend dieser Zeit erlitt, waren die folgenden:

19. II. = 0,180 g	= 0,026 g	
20. II. = 0,154 „	= 0,0076 „	
21. II. = 0,1464 „	= 0,0064 „	
22. II. = 0,1400 „	= 0,0040 „	
23. II. = 0,1360 „	= 0,0010 „	
24. II. = 0,1350 „	= 0,014 „	
26. II. = 0,121 „	= 0,007 „	
28. II. = 0,114 „	= 0,033 „	Der Schmetterling hatte
6. III. = 0,081 „	= 0,0276 „	eine Quetschung erlitten.
8. III. = 0,0534 „		

Gesamtabnahme = 0,1266 g.

Dieser zweite Schmetterling hatte somit während seiner ganzen Lebensdauer, also in 17 Tagen, um 0,1266 g oder 70 % sein Körpergewicht verringert. Er wog bei seinem Tod nur noch den dritten Teil seines anfänglichen Gewichtes, im Gesamtdurchschnitt war hier eine tägliche Abnahme von **0,00745 g** zu verzeichnen. Wenn wir auch hier die ganze Lebenszeit des Falters in drei Perioden einteilen, so sehen wir, dass wie bei dem ersten Schmetterling die Gewichtsabnahme in den ersten Tagen bei weitem überwiegen. In den ersten 3 Tagen vom 19. bis 22. Februar nahm der Falter täglich 0,0133 g ab. In einer zweiten viertägigen Periode vom 22. bis 26. Februar betrug die Durchschnittsabnahme nur noch 0,0047 g, in einer dritten zweitägigen Versuchsdauer 26. bis 28. Februar war der Gewichtsverlust sogar auf 0,0035 g herabgesunken. Zwischen dem 28. Februar und 8. März, an welch letzterem Tag ich den Schmetterling tot auffand, hatte er eine bedeutende Quetschung erlitten, die mit Blutverlust verbunden war, und wir sehen wohl aus diesem Grund eine recht bedeutende Gewichtsabnahme eintreten, sie betrug täglich 0,0063 g. Wenn wir von diesem wohl durch besondere Umstände bedingten Endresultat absehen, so zeigen die beiden Versuche übereinstimmend, dass bei den Schmetterlingen der *Hylophila prasinana* die Gewichtsverluste am Anfang des Imagostadiums am größten sind, um dann allmählich abzunehmen. Zugleich zeigen diese Messungen, dass ein Falter noch leben kann, auch wenn er einen großen Teil seines Körpergewichtes eingebüßt hat und dass die Grenzen der möglichen Substanzverluste recht weit gesteckt sind. Der erste Falter starb, nachdem er fast die Hälfte seines Gewichtes verloren hatte, und der zweite Schmetterling war noch am Leben, als er doch noch kaum über mehr wie ein Drittel seiner ursprünglichen Körpermasse verfügte.

Es ist nicht uninteressant, die Gewichtsverluste, welche die Puppe erleidet, mit denen des Schmetterlings zu vergleichen. Die Puppen, aus denen die beiden beobachteten Falter hervorgegangen

waren, hatten vom 20. Januar bis 19. Februar, also in 30 Tagen, 7,8%, also rund den 14. Teil ihres Körpergewichtes verloren. Die tägliche Abnahme betrug im Gesamtdurchschnitt 0,396%, sie war geringer am Anfang des Versuches zwischen dem 20. Januar und dem 12. Februar = 0,09% und größer am Schluss des Experimentes zwischen dem 12. und 19. Februar, wo sie 0,703% betrug. Der zweite hier berücksichtigte Schmetterling hatte in 17 Tagen um 70% abgenommen, was einer täglichen Abnahme von rund 4% gleichkommt.

Der Falter nimmt also durchschnittlich annähernd 10mal schneller an Gewicht ab wie die Puppe, und zwar 40mal schneller als die junge Puppe und 6mal schneller als die Puppe vor dem Ausschlüpfen. Dieser gewaltige Stoffverbrauch im Falterstadium ist in erster Linie auf die gesteigerte Muskelarbeit zurückzuführen, deren stoffeinschmelzende Wirkung bei diesem Beispiel besonders deutlich zum Ausdruck kommt. Die Stoffwechselvorgänge, die sich während der Metamorphose in dem Puppenorganismus vollziehen, sind, wie wir sehen, entfernt nicht so aufreibend wie die physiologische Leistung des geschlüpften Falters. Die Unterschiede wären wohl noch erheblich größer gewesen, wenn die Falter zur Ausübung ihrer Geschlechtsfunktionen gekommen wären.

Bei *P. podalirius* habe ich die Gewichtsveränderungen während des Falterlebens nur an einem Schmetterling festgestellt. Der Schmetterling schlüpfte am 21. März aus einer Puppe, die ihre Entwickelung genau ebenso wie die *Prasinana*-Puppen in einem Behälter, der feuchte atmosphärische Luft enthielt, durchgemacht hatte. Die Puppen waren seit 19. Januar im warmen Zimmer gelegen. Nachdem der Falter ausgekommen und entwickelt war, verbrachte ich ihn in den Kasten des in meinem Zimmer sich befindenden Abzuges, der nach außen abgeschlossen werden konnte, so dass die Temperatur in dem Abzugsschrank nicht zu großen Schwankungen unterworfen war und nicht zu sehr von der Zimmertemperatur differierte. Der Falter lebte im ganzen 10 Tage, die Veränderungen seines Körpergewichtes waren die folgenden (s. S. 454):

Der Falter hatte somit in 10 Tagen um 0,149 g abgenommen, was einem täglichen Gewichtsverlust von 0,0149 g entspricht und einer Verringerung des Körpergewichtes von 28,82%. Wie zu erwarten, so fällt auch bei diesem Schmetterling die größte Gewichtsreduktion in die ersten 3 Tage nach seinem Ausschlüpfen, die tägliche Gewichtsabnahme ist in dieser Zeit durchschnittlich 0,023 g, in den ersten 24 Stunden allein 0,040 g. Es folgt ein Zeitraum von 4 Tagen, währenddem die sehr geringe tägliche Abnahme von 0,008 g zu verzeichnen war, in den 3 letzten Tagen erhob sich der Gewichtsverlust auf 0,011 g pro Tag. Auch über das Verhalten des Körpergewichtes bei Tag und bei Nacht geben uns die Wägungen

21. III.			= 0,517 g	
22. III.	$9^1/_2{}^h$	Vm.	= 0,477 „	= — 0,040 g
22. III.	9^h	Nm.	= 0,468 „	= — 0,009 „
23. III.	10^h	Vm.	= 0,459 „	= — 0,009 „
24. III.	10^h	„	= 0,448 „	= — 0,011 „
24. III.	6^h	Nm.	= 0,453 „	= + 0,005 „
26. III.	9^h	Vm.	= 0,436 „	= — 0,012 „
27. III.	9^h	„	= 0,424 „	= — 0,012 „
28. III.	9^h	„	= 0,413 „	= — 0,011 „
29. III.	9^h	„	= 0,398 „	= — 0,015 „
30. III.	9^h	„	= 0,383 „	= — 0,015 „
31. III.	9^h	„	= 0,368 „	= — 0,015 „

Gesamtabnahme = 0,149 g.

dieses Schmetterlings wenigstens in einem Fall Auskunft. Am 22. März hatte der Falter tagsüber in $9^1/_2$ Stunden 0,009 g abgenommen und um denselben Betrag in der darauffolgenden Nacht innerhalb 15 Stunden. Es erleidet also der Schmetterling am Tag größere Gewichtsabnahmen, entsprechend seiner Gewohnheit, nur tagsüber zu fliegen.

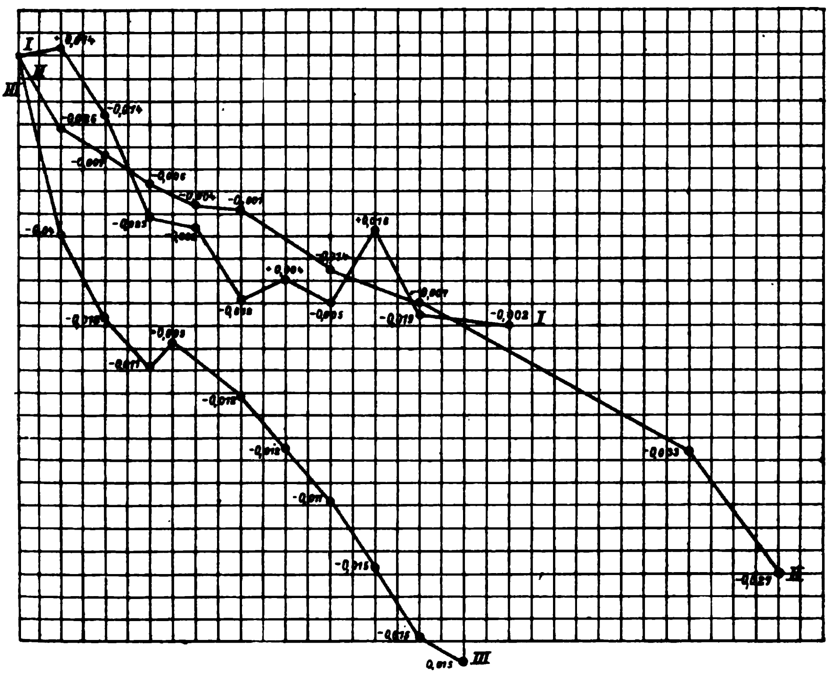
Während der ganzen Lebenszeit des Falters ergab sich einmal am 24. März 6^h Nm. eine Gewichtszunahme von 0,005 g. Diese Erhöhung des Körpergewichtes ist damit zu erklären, dass der Schmetterling am Morgen dieses Tages drei Tropfen Wasser aufgesaugt hatte. Ich versuchte auch die folgenden Tage, ihn zur Aufnahme von Wasser zu bewegen, aber mit negativem Erfolg. Wenn wir die Endresultate der Wägungen bei den drei Schmetterlingen miteinander vergleichen, so erhalten wir ganz eigenartige Beziehungen. *Hylophila prasinana* I wog 0,147 g nach dem Ausschlüpfen und verlor rund 43 $^0/_0$ ihres Körpergewichtes innerhalb von 11 Tagen. in einem Tag also nicht ganz 4 $^0/_0$ = 0,0057 g. *Hylophila prasinana* II hatte ein Anfangsgewicht von 0,180 g und verlor innerhalb 17 Tagen 70 $^0/_0$, also täglich wiederum annähernd 4 $^0/_0$ = 0,00745 g. Das Anfangsgewicht von *P. podalirius* betrug 0,517 g, der Falter lebte 10 Tage und verlor in diesem Zeitraum 29 $^0/_0$ an seinem Körpergewicht = 0,0149 g täglich oder 2,9 $^0/_0$.

Bei *Hylophila prasinana* lebte von den beiden Faltern derjenige am längsten, dessen Körpergewicht nach dem Ausschlüpfen am größten war. Das Anfangsgewicht von Falter II übertraf dasjenige des leichteren Falter I um $^1/_5$, die Lebensdauer von II war dagegen rund e i n D r i t t e l länger wie die des leichteren Falters, mit anderen Worten, Gewichtsüberschuss und Verlängerung der Lebensdauer des schwereren Schmetterlings standen nicht im selben Verhältnis. Da aber die durchschnittliche Gewichtsabnahme beider Falter täg-

lich annähernd $4^0/_0$ betrug, so musste Falter II absolut und relativ mehr an Gewicht verlieren wie Falter I, was auch darin zum Ausdruck kommt, dass die Gewichtsabnahme von I $42^0/_0$, die von II $70^0/_0$ des Anfangsgewichtes betrug.

Auf Grund des Verhaltens dieser beiden Schmetterlinge von *Hylophila prasinana* sollte man erwarten, dass der Segelfalter mit seinem hohen Körpergewicht, das das des *Prasinana*-Falters um das 4fache bezw. um das 3fache übertrifft, auch eine entsprechend

Kurve I.



Graphische Darstellung der absoluten Gewichtsveränderungen der hungernden Falter:

I, II Veränderung des Körpergewichtes des hungernden Falters von *Hylophila prasinana*.

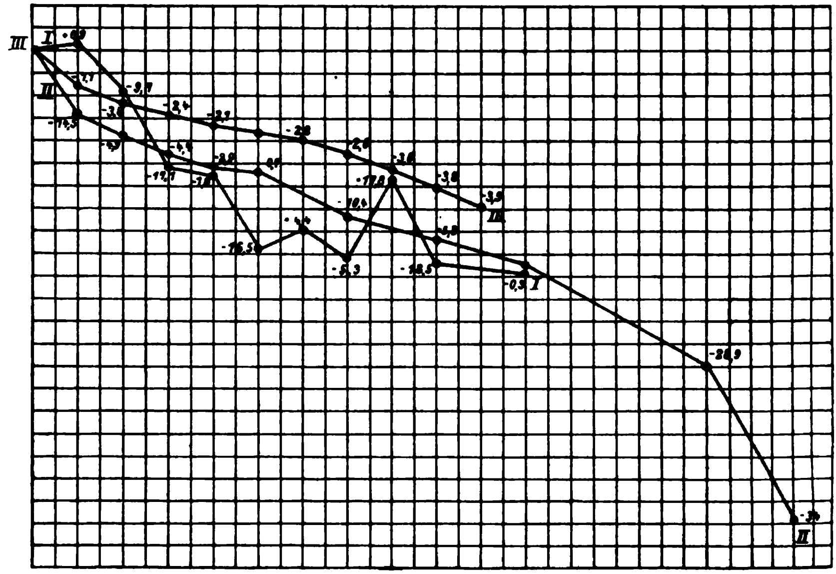
III Veränderung des Körpergewichtes des hungernden Falters von *Papilio podalirius*.

Auf der Ordinatenachse: 1 mm = 1 Milligramm. 1 cm der Abscissenachse = 24 Stunden Versuchsdauer.

verlängerte Lebensdauer besessen hätte. Dem war indessen nicht so, der Segelfalter blieb nur 10 Tage am Leben und verbrauchte in dieser Zeit $29^0/_0$ seines Körpergewichtes, also im Durchschnitt täglich $2{,}9^0/_0$, der relative Gewichtsverlust war also kleiner, der absolute dagegen doppelt so groß wie bei *Prasinana* II. Seine körperlichen Leistungen waren der geringeren täglichen prozentuarischen Gewichtsabnahme entsprechend relativ weniger groß, wie die der kleineren lebhaft schwirrenden *Prasinana*-Falter, absolut genommen werden sie

indessen größer, entsprechend der größeren Masse, die er zu bewegen hatte. Trotz dieses im Verhältnis zu seinem Körpergewicht geringeren Verbrauches trat bei den Faltern von *P. podalirius* bereits nach 10 Tagen Erschöpfung ein (vgl. die Kurven). Dieses unerwartete Verhalten des Segelfalters, das den bei *Hylophila prasinana* gemachten Erfahrungen durchaus zu widersprechen scheint, lässt sich nur durch die Annahme erklären, dass bei den Vertretern der beiden Faltergattungen das Verhältnis der im Körper enthaltenen und in Spannkräfte umwandelbaren Substanzen zu dem Gesamtgewicht des Körpers ganz verschieden ist. *Hylophila prasinana*

Kurve II.



Graphische Darstellung der relativen Gewichtsveränderungen der hungernden Schmetterlinge von *Hylophila prasinana* I, II und *Papilio podalirius* III. Die Gewichtsveränderungen sind auf 100 g berechnet. 24 Stunden Versuchsdauer = 1 cm. 1 g = 1 mm.

verfügt offenbar über einen sehr großen Vorrat an diesen dem Verbrauch dienenden Reservestoffen, während der Segelfalter trotz seines viel größeren Gewichtes mit einem relativ kleinen Quantum dieser Substanzen ausgestattet ist und deshalb auch schon nach kurzer Zeit dem Hungertode anheimfällt. Es bestehen also in dieser Richtung ganz bestimmte konstitutionelle Unterschiede bei den Vertretern der einzelnen Lepidopterengattungen, und dieser Anlage entsprechend ist auch die Lebensdauer der Falter eine verschiedene.

Interessant ist es, die Körpergewichtsreduktionen, die bei verhungerten höheren Tieren erreicht worden sind, mit denen hier bei

Schmetterlingen beobachteten Versuchen erhaltenen, zu vergleichen. Nach Landois „Physiologie des Menschen“, Aufl. VIII, p. 461, trat bei kleineren Säugern und Vögeln der Tod nach 9 Tagen ein, nachdem sie in dieser Zeit ein Fünftel bis ein Halb ihres Körpergewichtes eingeschmolzen hatten. Kräftige wohlgenährte Hunde erlagen erst nach 4 Wochen dem Hungertod, Menschen nach 21—22 Tagen, Angaben über die Höhe des Substanzverbrauchs sind hier nicht gemacht. Es scheint demnach die Einbuße der Hälfte des Körpergewichtes bei höheren Tieren die äußerste Grenze zu sein, während sich der Substanzverbrauch beim Falter — bei *Hylophila prasinana* II — bis auf zwei Drittel des Anfangsgewichtes erhebt.

Über die Natur der von Biedermann aus Krebsblut und Krebspanzer erhaltenen Kristalle.

Von O. Bütschli.

Vor einigen Jahren (1901) hat W. Biedermann in dieser Zeitschrift[1]) die eigentümliche Beobachtung mitgeteilt, dass sich beim Einlegen von Fragmenten frischen Krebs- und Hummerpanzers in reines Wasser allmählich ansehnliche Mengen eigentümlicher Kristalle bilden, welche „neben $CaCO_3$ auch reichlich Phosphat“ (d. h. von Calcium) „und außerdem eine wahrscheinlich eiweißartige organische Substanz enthalten“ (p. 352). Weiterhin fand er, dass auch beim Eintrocknen des Krebs- oder Hummerblutes zahlreiche Kristalle entstehen, welche mit denen des Panzers völlig übereinstimmen. Später (1902, p. 181)[2]) stellte er fest, dass „jene Kristalle sich vom Frühling ab während des ganzen Sommers bei Behandlung des Panzers mit Wasser nicht bilden.“ Dasselbe fand er auch während dieser Jahreszeit für die Blutkristalle. Aus diesen Erfahrungen will Biedermann schließen, „dass die Bildungsweise des Kalkes innerhalb der tierischen Flüssigkeiten und des Chitinpanzers selbst je nach der Jahreszeit einem erheblichen Wechsel unterworfen ist, was wieder mit der Häutung, resp. dem Schalenwachstum zusammenhängen dürfe.“

1902 konnte er ferner nachweisen, dass sich auch aus dem Blut von *Helix pomatia* ganz ähnliche Kristalle erhalten lassen, nämlich während der oben erwähnten Jahreszeit. Er wies bei dieser Gelegenheit darauf hin, dass schon C. Schmidt (1845)[3]) aus dem Blut einer Muschel (*Anodonta* sp.) ähnliche Kristalle beim Verdunsten

---

1) Über den Zustand des Kalkes im Krustazeenpanzer. Biol. Centralbl. Bd. 21, 1901, p. 343—352.

2) Über die Bedeutung von Kristallisationsprozessen bei der Bildung der Skelette wirbelloser Tiere, namentlich der Molluskenschalen. Zeitschr. f. allgem. Phys. Bd. I, 1902, p. 154ff.

3) Zur vergl. Physiologie der wirbellosen Tiere, p. 59.

erhalten habe, die Wöhler, in dessen Laboratorium Schmidt arbeitete, sehr ähnlich denen des Gaylussits ($Na_2CO_3 + CaCO_3 + 5H_2O$) fand. Biedermann bedauerte daher, die Krebskristalle nicht auf einen Gehalt an Na_2O geprüft zu haben; er hielt also ihre Doppelsalznatur für möglich; auch bezeichnet er sie gelegentlich als „Mischkristalle". Die Kristalle aus dem Krebspanzer (und wohl auch die des Blutes) sind nun außer durch ihre Kristallform hauptsächlich durch leichte Zersetzlichkeit charakterisiert. Sowohl in Wasser, wie Alkohol, Canadabalsam und Glyzerin verändern sie sich nach Biedermann allmählich, indem Höhlungen in ihnen auftreten, die mit Kriställchen von häufig charakteristischer rhomboëderähnlicher Form erfüllt sind. Beim Erhitzen in Wasser zerfallen die Kristalle sofort in lauter solche „rhomboëderähnliche, sehr stark doppeltbrechende Bruchstücke".

Biedermann meint jedoch (p. 381), dass „es sich in allen diesen Fällen nicht um echte Rhomboëder und daher auch nicht etwa um reinen kohlensauren Kalk handelt."

Endlich erkannte Biedermann in den Kristallen bei vorsichtigem Auflösen in verdünnter Säure ein zartes „Stroma" von organischer, wahrscheinlich eiweißartiger Substanz.

Längere Zeit in Alkohol gelegene oder getrocknete Panzer geben nach Biedermann in Wasser keine Kristalle mehr, dagegen große Mengen von stark doppeltbrechenden Sphäriten, die sich in der Umgebung bilden (p. 347).

In letzterer Weise verhält sich auch der Panzer in den Sommermonaten, in denen sich keine Kristalle bei Behandlung mit Wasser bilden. An Stelle der Kristalle treten „massenhaft sehr kleine, doppeltbrechende sphäritische Gebilde von länglicher, hantel- oder biskuitförmiger Gestalt auf" (1902, p. 181).

Diese Ergebnisse Biedermann's stehen in gewissem Widerspruch mit früheren von Agnes Kelly (1901)[1]). Kelly schließt aus dem spezifischen Gewicht und dem Fehlen der Doppelbrechung, dass der $CaCO_3$ im Panzer von *Astacus*, *Squilla* und *Julus*, sowie in der Eischale einer „Natter" im amorphen Zustand vorhanden sei, beim Hummer dagegen als Calcit.

Da ich mich in den letztvergangenen Jahren mit den tierischen Kalkgebilden in verschiedener Hinsicht beschäftigt habe, so interessierte mich die Entdeckung Biedermann's lebhaft. Bei verschiedenen Gelegenheiten hatte ich versucht, die eigentümlichen Kristalle aus dem Krebspanzer zu erhalten, jedoch mit negativem Erfolg. Stets bildeten sich in der Umgebung der Panzerstücke massenhaft die kleinen sphäritischen Gebilde aus $CaCO_3$ sowohl in den Sommer- als Wintermonaten. Auch die Panzer von

1) Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 35, 1901, p. 429ff.

Julus und Gammarus zeigten im allgemeinen dieselbe Erscheinung, nur mit dem Unterschied, dass die sphäritischen Kalkgebilde hier vorzugsweise in der Panzersubstanz auskristallisierten und häufig ansehnlichere bis recht große Sphärengebilde (spez. *Julus*) darstellten.

Da mich ebenso das Problem der Abscheidung des kohlensauren Kalks im tierischen Organismus interessierte, welches eng zusammenhängt mit der Form, in welcher der Kalk im Blut enthalten ist, so suchte ich auch bei *Anodonta cygnea* und *Astacus fluviatilis* die Blutkristalle durch Eintrocknen des Blutes zu erhalten, hatte jedoch dabei (November bis Dezember 1906) ebensowenig Erfolg. Nur im eingetrockneten Blut von *Astacus* fand ich zuweilen einige wenig deutliche, offenbar jedoch schon zersetzte kristallinische Gebilde, welche an die Biedermann'schen Kristalle erinnerten. Aus dem Muschelblut schied sich dagegen der $CaCO_3$ beim Eintrocknen stets in Form zahlreicher kleiner, schöner Sphäriten ab; in dem Blut von *Astacus* geschah dies nur zuweilen und offenbar nur teilweise[1]).

Ein Zufall ließ mich dann während der vergangenen kalten Weihnachtszeit die Bedingungen jener Kristallbildungen erkennen. Ein Uhrschälchen mit Muschelblut, welches ich zwischen den Doppelfenstern in der Kälte aufbewahrt hatte, war gefroren und zeigte nun beim Auftauen auf dem Boden eine ziemliche Zahl der fraglichen Kristalle.

Hiermit schien meine schon vorhergefasste Vermutung erwiesen, dass die Kristalle sich nur bei niederer Temperatur bilden, dagegen bei Zimmertemperatur schon zersetzt werden, weshalb sie auch hierbei nicht entstehen, und dass nur hierauf die Biedermann'sche Erfahrung über die Bildung der Kristalle in den Wintermonaten beruht. Nach dieser Feststellung gelang es denn auch sofort, bei bei 0—2° sowohl aus Krebsblut als aus Fragmenten des Krebspanzers, die in Wasser gehalten wurden, die Biedermann'schen Kristalle zu erhalten[2]). Aus den sorgfältig gereinigten Panzern einiger Krebse habe ich auf diese Weise einige Gramm der Kristalle dargestellt. Wenn man keine zu stark verkleinerten Fragmente

1) Ich füge hier bei, dass der Kalkgehalt des Blutes von *Astacus fluviatilis* (Novemb.) doch viel geringer ist, als es nach der Abscheidung der Kristalle, resp. der Sphäriten erscheint. Das von mir untersuchte Blut (2,882 g) enthielt an Trockensubstanz 4,42 % (105°), deren Asche 0,89 % des Blutes betrug. In der Asche betrug der Gehalt an CaO einschließlich einer Spur Phosphat 6,20 %, was auf das Gesamtblut berechnet 0,055 % ergibt oder als $CaCO_3$ berechnet 0,099 %.

2) Außer *Astacus fluviatilis* habe ich noch das Blut und den Panzer von *Carcinus maenas* untersucht und aus beiden ebenfalls die Kristalle erhalten. Die Panzerkristalle von *Carcinus* ergaben nach Waschen mit Alkohol und kurzem Trocknen an der Luft, bei 450° einen Verlust von 50,72 %, erweisen sich also, abgesehen von der übereinstimmenden Form, auch in dieser Beziehung als identisch mit denen des Krebspanzers.

des Panzers verwendet, kann man die Kristalle durch Abseihen mit feiner Müllergaze leicht von den Panzerfragmenten trennen. Da die Kristalle den Panzerstückchen häufig aufwachsen, so empfiehlt es sich, die Panzerfragmente in Wasser mit den Fingern etwas gegeneinander zu reiben, wobei sich die aufgewachsenen Kristalle zum Teil ablösen. Durch Abseihen und wiederholtes Dekantieren erhält man die Kristalle so rein, dass sie nur ganz schwach rötlich von Spuren beigemischter Panzersubstanz erscheinen. Dass diese Verunreinigung sehr minimal ist, ergab auch die Analyse.

Da ich in einer späteren ausführlicheren Darstellung meiner Untersuchung die Form der Kristalle genau beschreiben und abbilden werde, so gehe ich hier nicht näher darauf ein, sondern betone nur, dass sie in der Tat den Gaylussitkristallen häufig sehr ähnlich sind. Sie sind auch offenbar monoklin wie diese. Jedoch finden sich ziemlich mannigfaltige Formen, teils von säuligem, teils von pyramidalem und manchmal auch tafelförmig rhombischem Habitus mit Winkeln von ca. 93 und 87°.

Die mikrochemische Untersuchung der Blut- und Panzerkristalle des Krebses ergab Calcium, Kohlensäure und Phosphorsäure, wie schon Biedermann gefunden hatte. Da ich wie Biedermann ursprünglich vermutete, dass die Kristalle ein Doppelsalz seien (Biedermann bezeichnet sie gelegentlich auch als Mischkristalle), so suchte ich natürlich nach einer zweiten Basis neben dem Kalk. Nun hatte ich bei der Untersuchung des Bluts von *Anodonta* und *Astacus* die nicht uninteressante Beobachtung gemacht, dass in beiden etwas Ammon enthalten ist, und zwar in einer Form, welche es schon bei gewöhnlicher Temperatur langsam aus dem Blut entweichen lässt. Aller Vermutung nach muss es sich daher um einen Gehalt des Blutes an kohlensaurem Ammon oder einer karbaminsauren Verbindung handeln. Ebenso konnte ich im Laufe meiner Untersuchungen feststellen, dass auch der Krebspanzer etwas Ammon enthält, welches beim Kochen des pulverisierten Panzers mit Wasser in Lösung geht. Der Ammongehalt ist jedoch, wie meine quantitative Bestimmung in dem pulverisierten und 24 h über Schwefelsäure getrockneten Panzer ergab, sehr gering, auf $(NH_4)_2CO_3$ berechnet nicht mehr wie 0,27 ‰.

Aus diesen Erfahrungen schloss ich, dass die zweite Basis in den Kristallen vermutlich Ammon sei, oder dass möglicherweise auch Karbaminsäure in ihre Zusammensetzung eingehe. Diese Vermutung schien sich völlig zu bestätigen, da die qualitative Prüfung sowohl in dem Blut- als den Panzerkristallen des Krebses stets die Gegenwart von Ammon ergab.

Nachdem ich jedoch genügend Panzerkristalle gesammelt hatte, um einige quantitative Untersuchungen ausführen zu können, gestaltete sich die Sachlage sofort anders. Die qualitative Prüfung

ergab nämlich, dass der Gehalt an Phosphorsäure und Ammon so geringfügig ist, dass es sich hierbei nur um Verunreinigungen handeln kann.

Dreibasisch phosphorsaurer Kalk ($Ca_3[PO_4]_2$) wurde in vier Bestimmungen gefunden: 0,31 %, 0,35 %, 0,75 % und 1,09 %; Ammon als $(NH_4)_2CO_3$ berechnet dagegen in drei Bestimmungen: 0,20 %, 0,24 % und 0,90 %, wobei die letzte Bestimmung, die mit einer relativ kleinen Kristallmenge ausgeführt wurde, auch verhältnismäßig unsicherer erscheint. Wie gesagt, geht jedenfalls aus diesen Feststellungen hervor, dass diese beiden Bestandteile nur als Verunreinigungen auftreten.

Als wesentliche Bestandteile der Kristalle verblieben daher nach den Ergebnissen der Analyse nur kohlensaurer Kalk und Wasser. Ich bemerke dabei, dass die CO_2 nicht direkt bestimmt, sondern der gefundene Kalk (nach Abzug des an Phosphorsäure gebundenen) auf $CaCO_3$ berechnet wurde[1]). Von den Ergebnissen meiner Analysen teile ich hier die beiden folgenden mit:

I. Panzerkristalle, die 24 h bei 0° über $CaCl_2$ getrocknet		II. Panzerkristalle, die in absol. Alkohol gewaschen und hierauf an der Luft kurz getrocknet	
CaCO	47,08		48,22
$Ca_3(PO_4)_2$	1,09		0,35
$(NH_4)_2CO_3$	0,24		nicht bestimmt
Org. Subst. (Reste von Chitin)	1,00[2])	Verlust bei 450° = H_2O mit Spuren von $(NH_4)_2CO_3$ und org. Subst.	52,16
H_2O aus Differ.	51,07		
	100,00		100,73

Mehrere Analysen, welche mit Kristallmaterial, das sehr sorgfältig mit Filtrierpapier getrocknet war (wegen der leichten Zersetzlichkeit der Kristalle), ausgeführt wurden, ergaben, wie der Vergleich mit obigen beiden Analysen zeigt, zu viel Wasser, so bei zwei Bestimmungen 55,62 % und 55,24 % und einmal aus der Differenz 56,02 %.

Hieraus folgt also, dass die Kristalle ein wasserhaltiger kohlensaurer Kalk sind. Sie sind sehr leicht veränderlich, indem sie schon an der Luft rasch verwittern, wobei sie trüb und undurchsichtig werden. Ihre starke Doppelbrechung geht dabei völlig verloren.

---

1) Dass keine andere Säure als CO_2 mit dem CaO verbunden ist, folgt aus dem Verlust der bei 450° getrockneten Substanz bei starkem Glühen. Dieser Verlust ist die CO_2 und gibt bei der Berechnung auf $CaCO_3$ die gleichen Resultate, wie bei Berechnung des $CaCO_3$ aus dem durch Fällung erhaltenen CaO.

2) Hier relativ hoch, betrug in anderen Fällen nur wenige ‰, häufig so wenig, dass sie nicht gewogen wurde.

Über Schwefelsäure bis zur Konstanz getrocknet, verlieren sie dennoch nicht sämtliches Wasser; bei zwei Bestimmungen verloren die mit Filtrierpapier sorgfältig getrockneten Kristalle über Schwefelsäure 47,54%, resp. 47,53% Wasser, so dass, wenn wir ihren Wassergehalt auf ca. 52% veranschlagen und berücksichtigen, dass bei diesen beiden Versuchen ca. 3,5% kapillar festgehaltenes Wasser vorhanden war (wie aus den vorhin mitgeteilten Ergebnissen folgt), die jedenfalls abgedunstet waren, noch ca. 8% Wasser von den Kristallen festgehalten wurden, die erst bei Erhitzen auf 450° entweichen. Dieser Wassergehalt von 8% entspräche etwa einer Zusammensetzung von $2(CaCO_3) + H_2O$, die 8,26% Wasser erfordert.

Das Ergebnis dieser Untersuchungen ist also, dass sowohl die Panzerkristalle, als sicherlich auch die Blutkristalle, welche sich kristallographisch wie chemisch ganz übereinstimmend mit den ersteren verhalten, nur wasserhaltiger kohlensaurer Kalk sind und zwar die Verbindung $CaCO_3 + 6H_2O$, welche 51,92% Wasser erfordert.

Ein solcher wasserhaltiger (gewässerter) kristallinischer kohlensaurer Kalk ist schon lange bekannt und wurde zuerst künstlich dargestellt von Daniell (1819)[1]), später von Becquerel (1831)[2]) und namentlich Pelouze (1831 und 1865)[3]), sowie auch von J. Roth (1855)[4]), G. Rose (1861)[5]) und Hunt (1866)[6]). Er wurde dann auch als natürliche Bildung in kalten Bächen, Teichen und Wasserleitungsröhren gefunden, von Salm-Horstmar (1835)[7]), Scheerer (1846)[8]), Rammelsberg (1871)[9]) und E. Pfeiffer (1877)[10]). Dabei ist jedoch bemerkenswert, dass fast sämtliche Beobachter angeben, dass sowohl der natürlich vorkommende als der künstlich dargestellte „gewässerte kohlensaure Kalk" 5 Moleküle Kristallwasser enthalte. Nur Pelouze erhielt bei seinen späteren Untersuchungen (1865) sowohl durch Einleiten von Kohlensäure in Kalkwasser als in Zuckerkalklösung bei 1—2°, aber auch durch Zersetzung von Chlorcalciumlösung mit einer Lösung von Natriumkarbonat bei 0° Kristalle der Kombination mit $6H_2O$.

Es scheidet sich bei diesem Verfahren zunächst immer amorpher wasserhaltiger kohlensaurer Kalk ab, der erst allmählich, rascher

1) Ann. chim. phys. 10, p. 219.
2) Ann. chim. phys. 47, p. 5.
3) Ann. chim. phys. 48, p. 301. — Compt. rend. 60, p. 429.
4) Ann. d. Phys. u. Chem. 171, p. 172.
5) Ann. d. Phys. u. Chem. 188, p. 53.
6) Silliman's Americ. journ. (2) 42, p. 58.
7) Ann. d. Phys. u. Chem. 35, p. 515.
8) Ibid. 144, p. 381.
9) Ber. d. deutsch. chem. Ges. 4, p. 569.
10) Arch. f. Pharmac. (3) 15, p. 212.

oder langsamer in die kristallinische Form übergeht. Über die Form der Kristalle mit 6 Molekülen H_2O gab Pelouze leider nichts an, wogegen er,. sowie einige der früheren Beobachter (Scheerer, Daniell) die Kristalle der Verbindung mit $5H_2O$ als spitze Rhomboëder beschreiben; während Becquerel die Kristalle, die er durch Zerlegung einer Zuckerkalklösung durch den elektrischen Strom am positiven Pol erhielt, als zum System des Aragonits gehörig schildert mit Prismenflächenwinkeln von 96—97 und 83—84° (nach Dufresnoy). Die Verbindung $CaCO_3 + 5H_2O$ erhielt Pelouze aus Zuckerkalklösungen, die lange Zeit in einem Keller bei 7—8° C. der Einwirkung der Kohlensäure der Luft ausgesetzt wurden.

Nachdem ich die wahre Natur der Blut- und Panzerkristalle erkannt hatte, habe ich auch versucht, diese Verbindung nach den bekannten Methoden auf künstliche Weise herzustellen. Dies gelang sowohl durch Fällung stark verdünnter Lösungen von Chlorcalcium mit kohlensaurem Ammon, bis schwache Trübung entsteht, als auch durch Einleiten von CO_2 in Zuckerkalklösungen, beides bei ca. 0°.

Die gebildeten Kristalle zeigten in beiden Fällen ganz die gleichen monoklinen Formen wie die Panzerkristalle und enthielten viel mehr H_2O als die Verbindung $CaCO_3 + 5\,H_2O$.

Die aus den Lösungen von $CaCl_2$ erhaltenen relativ kleinen Kristalle ergaben nach sorgfältigem Trocknen mit Filtrierpapier bei Erhitzen auf 450° einen Wasserverlust von 62,44 und 60%; die Kristalle aus Zuckerkalk ergaben bei gleicher Behandlung 58,33, 56,86 und 59,26% Wasser. Mit absolutem Alkohol gewaschen und hierauf an der Luft kurz getrocknet, erwies sich jedoch der Wassergehalt der Zuckerkalkkristalle zu 52,32 und 51,27%. Hieraus darf ich wohl mit Recht schließen, dass der relativ ansehnliche Mehrgehalt an H_2O bei der Trocknung mit Filtrierpapier nur von dem bei den kleinen Kristallen schwer zu entfernenden kapillar festgehaltenen Wasser herrührt und dass auch die Zusammensetzung dieser Kristalle $CaCO_3 + 6\,H_2O$ ist, wofür ja ihre kristallographische Übereinstimmung mit den Krebskristallen spricht.

Das spezifische Gewicht der Krebspanzerkristalle bestimmte ich mit dem Pyknometer bei 1,8° zu 1,7520. Es stimmt dies ziemlich gut mit den früheren Angaben, die sich jedoch auf das Salz $CaCO_3 + 5\,H_2O$ beziehen. Pelouze (1831) gab für die aus Zuckerkalk gewonnenen Kristalle 1,783 bei 10° an; Salm-Horstmar (1835) dagegen für die von ihm gefundenen natürlichen Kristalle 1,75.

Wie schon Biedermann beobachtete, zersetzen sich die Krebskristalle in Wasser von Zimmertemperatur allmählich, indem sich wasserfreier $CaCO_3$ abscheidet. Es geschieht dies gewöhnlich so, dass die Kristalle angefressen, äußerlich rauh werden, und dass sich in ihrem Innern Höhlungen bilden, in denen Rhomboëder von Calcit liegen. Biedermann scheint der Meinung zu sein, dass diese

Höhlen im Innern der Kristalle außer Zusammenhang mit der umgebenden Flüssigkeit auftreten. Nach meinen Erfahrungen ist dies nicht der Fall, vielmehr sind sie stets Einfressungen, die mit der Umgebung kommunizieren. Ebenso meint Biedermann, dass die bei der Zersetzung gebildeten Rhomboëder, nach ihrem „optischen Verhalten“ keine „echten“ seien und „daher auch nicht etwa reiner kohlensaurer Kalk“. Ich kann an diesen, häufig sehr schön ausgebildeten Rhomboëdern nichts finden, was ihre Natur als Calcit bezweifeln hieße, zumal sie ja auch nach der Natur der Kristalle, aus denen sie hervorgehen, nichts anderes sein können. Die Zersetzung der Krebskristalle im Wasser verläuft, wie gesagt, bei gewöhnlicher Temperatur (ca. 18—20°), recht langsam, sie war in manchen Fällen nach 14 Tagen noch nicht vollendet. Dabei bleibt ein sehr geringer organischer Rest als eine zarte geschrumpfte Hülle zurück. Auch die Auflösung der Kristalle in verdünnten Säuren ergab nur eine ähnliche geringfügige Beimischung organischer Substanz, wofür ja auch die mitgeteilten Analysen sprechen. Biedermann scheint nach seinen Erfahrungen dem organischen Stroma in den Kristallen eine bedeutende Rolle zuzuschreiben. Dass die organische Substanz sehr geringfügig ist, folgt übrigens auch daraus, dass die auf 450° erhitzten Kristalle nur schwach gelblich-grau erscheinen. Bei der Zersetzung durch Wasser geht jedoch offenbar auch ein Teil des Kalks in Lösung, um entfernter abgeschieden zu werden; ja man sieht kleine Kristalle völlig schwinden, ohne dass wasserfreier $CaCO_3$ an ihrer Stelle zurückbliebe.

Im Gegensatz zu der langsamen Zersetzung der Krebskristalle bei Temperaturen von etwa 18° C., werden die künstlichen Kristalle unter diesen Bedingungen weit rascher zerstört. Im Deckglaspräparat sind sie schon in 24 h oder kürzerer Zeit alle zersetzt. Ja selbst bei 0° halten sie sich in Wassser nicht lange, sondern sind in einigen Tagen alle in Calcitrhomboëder oder -sphären übergegangen. Diese Erfahrungen stehen in einem gewissen Widerspruch zu denen früherer Forscher, die wie z. B. Pelouze (für $CaCO_3 + 5H_2O$, 1831) angaben, dass die Kristalle sich unter 20° C. an der Luft und in Wasser unverändert erhalten, wogegen das Salz $CaCO_3 + 6H_2O$ sich bei 20° C. langsam zersetzen und auch bei noch niederer Temperatur an der Luft verwittern soll.

Da jedenfalls Spuren organischer Substanz in die Kristalle des Krebspanzers eingehen, was auch schon darum sehr nahe liegt, weil nach meinen Erfahrungen aus dem bei 105° getrockneten Krebspanzer ca. 6 % organische Substanz durch kochendes Wasser herausgelöst werden, so versuchte ich auch die Kristalle bei Gegenwart organischer Substanz aus der Zuckerkalklösung darzustellen. Kristalle, welche aus Lösungen, die mit einer mässigen Quantität Hühnereiweiß versetzt waren, erhalten wurden, zeigten denn

auch in der Tat eine auffallend viel längere Haltbarkeit in Wasser von Zimmertemperatur. Nach 4—5 Tagen waren viele der Kristalle noch ganz unverändert, die übrigen wenig zersetzt. Bei der Zersetzung hinterließen sie eine ähnliche zarte organische Hülle wie die Krebskristalle.

Demnach scheint es mir sicher, dass die geringfügige Beimischung organischer Substanz die größere Widerstandsfähigkeit der Krebskristalle bedingt.

Der amorphe wasserhaltige Kalk, welcher durch Einleiten von CO_2 aus der Zuckerkalklösung gefällt wird, ergab nach rascher Filtration, mehrfachem Waschen mit Alkohol und 24stündigem Stehen an der Luft (bei 2—3°) einen Verlust von 55,79% bei 450°. Wird dieser Kalk in Wasser von 0° gebracht, so bilden sich schon in wenigen Stunden auf seiner Oberfläche und in seiner Umgebung zahlreiche Kristalle von $CaCO_3 + 6H_2O$, ganz ebenso wie aus dem Krebspanzer. — Hiernach dürfte es kaum mehr zweifelhaft sein, dass der kohlensaure Kalk in dem Krebspanzer in Form von wasserhaltigem amorphem Kalk enthalten ist und dass sich die Bildung der Kristalle von $CaCO_3 + 6H_2O$ bei niederen Temperaturen unter dem Einfluss des Wassers ganz in derselben Weise vollzieht wie aus dem aus Zuckerkalklösung gefällten amorphen wasserhaltigen $CaCO_3$[1]). Ich vermute, dass auch der durch kohlensaure Alkalien aus Kalksalzlösungen gefällte amorphe $CaCO_3$ sich entsprechend verhalten wird. Er setzt sich nämlich nach meinen Erfahrungen im trockenen Zustand bei Behandlung mit Wasser von Zimmertemperatur rasch in Sphärite von wasserfreiem $CaCO_3$ um, ganz ebenso wie dies der Kalk des Krebspanzers bei solchen Temperaturen tut. Immerhin bleibt diese Angelegenheit noch genauer zu prüfen.

Da ich, wie gesagt, ursprünglich die Vermutung hegte, dass die Krebskristalle ein Doppelsalz seien, in welchem Phosphorsäure und Kohlensäure oder Karbaminsäure neben Kalk oder Kalk und Ammon enthalten seien, so versuchte ich es, ob vielleicht bei niederer Temperatur eine solche Verbindung zu erhalten sei. In der Tat gelang es bei einem gewissen Verfahren, Kristalle zu erhalten, die Ähn-

1) Zusatz bei der Korrektur. Seit ich das Obige niederschrieb, habe ich mich mit der durch Kohlensäure in der Lösung von Zuckerkalk erzeugten amorphen Fällung, von der ich nach dem seither Mitgeteilten voraussetzte, dass sie amorpher kohlensaurer Kalk sei, etwas eingehender beschäftigt, da es mir sehr wichtig war, das spezifische Gewicht des amorphen $CaCO_3$ zu ermitteln. Dabei ergab sich, dass diese Fällung sehr viel Zucker enthält; dass sie bei 40° getrocknet nahezu die Zusammensetzung hat 60% $CaCO_3$, 34% Zucker, 6% H_2O. Da sich ferner nach dieser Zusammensetzung das spezifische Gewicht des amorphen $CaCO_3$ auf über 3 berechnen würde, so kann ich vorerst nur annehmen, dass der amorphe Niederschlag nicht $CaCO_3$, sondern eine Verbindung von $CaCO_3$ mit Zucker ist.

lichkeit mit den Krebskristallen hatten und sich bei höherer Temperatur sehr rasch zersetzten. Am besten wurden sie erhalten, wenn eine stark verdünnte Lösung von saurem phosphorsaurem Kalk vorsichtig mit Ammon, in welches zuvor etwas CO_2 in der Kälte eingeleitet war, bis zu bleibender Trübung versetzt und hierauf kurze Zeit CO_2 eingeleitet wurde.

Wurde die Flüssigkeit mit dem flockigen amorphen Niederschlag hierauf im Eisschrank bei 0° stehen gelassen, so bildete sich der Niederschlag wenigstens in einigen Fällen vollständig in schöne Kriställchen um, die, wie bemerkt, eine gewisse Ähnlichkeit mit den Krebskristallen zeigen, jedoch als verschieden von ihnen zu erkennen sind. Die Kristalle sind bei höherer Temperatur so leicht zersetzlich, dass sie bei der Untersuchung auf dem Objektträger schon in wenigen Minuten anfangen, zugrunde zu gehen. — Ebenso wurden die Kristalle zuweilen auch reichlich erhalten, wenn eine sehr verdünnte Lösung von $CaCl_2$ mit einer Lösung von karbaminsaurem Ammon bis zu bleibender Trübung versetzt und hierauf etwas Lösung von gewöhnlichem phosphorsaurem Natron zugegeben wurde. Der amorphe Niederschlag bildete sich auch in diesem Fall bei ein- bis mehrtägigem Verweilen im Eisschrank manchmal völlig in die fraglichen Kristalle um.

Mit dem in letzterer Weise dargestellten Material wurden die gleich anzugebenden Bestimmungen ausgeführt.

Obgleich ich mich bald überzeugen musste, dass diese Verbindung mit den Krebskristallen nichts zu tun hat, habe ich sie doch soweit untersucht, dass ich mit ziemlicher Sicherheit glaube angeben zu dürfen, dass sie die der phosphorsauren Ammon-Magnesia entsprechende Calciumverbindung ist, jedoch mit dem Unterschied, dass sie 12 Moleküle Kristallwasser statt der 6 der ersteren Verbindung enthält. Meine Untersuchung ergab in der gut und rasch mit Filtrierpapier getrockneten Substanz

$$PO_4 = 26{,}57,\ Ca = 11{,}65,\ NH_4 = 4{,}29,\ H_2O \text{ aus der Differenz} = 57{,}49,$$

während die Verbindung $NH_4CaPO_4 + 12H_2O$ verlangt

$$PO_4 = 25{,}75,\ Ca = 10{,}84,\ NH_4 = 4{,}89,\ H_2O = 58{,}52.$$

Hieraus dürfte gleichzeitig hervorgehen, dass die von mir untersuchte Substanz schon spurenweise zersetzt war. — Was bei der Zersetzung dieses Salzes bei höherer Temperatur zurückbleibt, ist $Ca_3(PO_4)_2$, während $(NH_4)_3PO_4$ in Lösung geht.

Heidelberg, 11. März 1907.

Über die vivipare Ephemeride Chloëon dipterum.

Von Carl Bernhard aus Dauba in Böhmen.

(Mit 6 Figuren.)

(Aus dem Zoologischen Institut Leipzig.)

Im September 1848 machte Professor Calori in Bologna bei Gelegenheit des Studiums der Flügel von *Chloëon dipterum*[1]) die überraschende Entdeckung, dass diese Ephemeride vivipar sei. Spätere Autoren berufen sich auf die von Calori gemachte Mitteilung[2]), ohne sie nachzuprüfen, und nur E. Joly[3]), der Calori's Mitteilung ins Französische übersetzte, nahm Gelegenheit, dessen Beobachtung zu bestätigen. Calori spricht sich nicht darüber aus, ob die Viviparie für *Chloëon dipterum* als Regel oder als Ausnahme zu betrachten sei, und untersuchte auch nicht die anatomischen Grundlagen derselben. In den meisten Abhandlungen und systematischen Arten über Ephemeriden hat darum dieser merkwürdige Fall von Viviparie keine Beachtung gefunden.

Es schien daher wünschenswert, die Calori'sche Beobachtung nachzuprüfen und die biologischen wie anatomischen Details klarzustellen. Auf Anregung des Herrn Prof. Chun in Leipzig machte ich mich an die Untersuchung, über die ich jedoch zunächst nur eine vorläufige Mitteilung zu geben vermag, da infolge ungünstiger Verhältnisse es mir noch nicht möglich war, zur Beantwortung aller dabei sich ergebenden Fragen ausreichendes Material zu erhalten.

Die an den beweglichen doppelblättrigen Kiemen leicht kenntlichen Larven von *Chloëon* leben ausschließlich in stehenden Gewässern, sind jedoch in fast jedem noch so kleinen freiliegenden Teich oder Tümpel in großer Zahl zu finden, nicht bloß in der Ebene (Leipzig, Braunschweig), sondern auch in beträchtlicher Höhenlage (Obersee der biolog. Station in Lunz N.-Ö. 1117 m). Der Beginn der Flugzeit der Subimagines und Imagines ist selbstverständlich abhängig von der Witterung. Im warmen und trockenen Vorsommer 1904 waren sie in der Leipziger Gegend bereits Mitte Mai anzutreffen. Im allgemeinen dürften die Monate Juli und August die Hauptschwärme aufweisen, jedoch sind vereinzelte frisch ausgekrochene Individuen von mir noch Ende Oktober angetroffen worden. Merkwürdigerweise ist *Chloëon dipterum*, die nach meiner Erfahrung am weitesten und zahlreichsten verbreitete Ephemeride,

1) In der Nomenklatur folge ich der Bezeichnung Tümpel's, nach dessen Buch: Die Geradflügler Mitteleuropas, Eisenach 1901, auch die Bestimmung der Ephemeriden erfolgte.

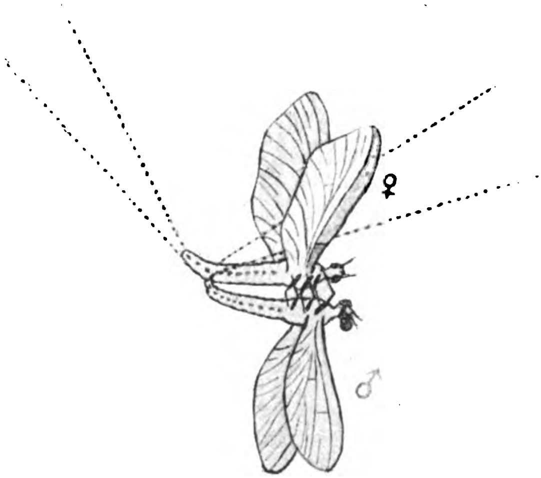
2) Sulla generazione vivipara della *Cloë diptera*. Nuovi Annali delle Scienze Naturali ser. II, Bd. IX, pp. 38—53, Taf. II u. III. Bologna 1848.

3) Sur la génération vivipare du *Cloë diptera* (*Ephemera diptera* Linn.). Observations du Professeur Luigi Calori. Traduit de l'italien et annoté par E. Joly. Nimes 1877.

vielerorts den Entomologen unbekannt, was wohl damit zusammenhängt, dass sie nur ungefähr in den letzten 3 Stunden vor Sonnenuntergang schwärmt. Auch habe ich die Erfahrung gemacht, dass *Chloëon* nicht wie die anderen Ephemeriden in nächster Nähe ihres Ursprungsortes, also bei und über dem Wasser, fliegt und sich aufhält, sondern gewöhnlich in beträchtlicher Entfernung von demselben. So waren bei Rohrbach, in der Nähe Leipzigs, die Schwärme auf Wiesen und Kartoffelfeldern anzutreffen, die durch das Dorf getrennt ungefähr 800—900 m von dem Teiche entfernt lagen, in dem die Larven aufgewachsen waren.

Die in großen Schwärmen in der bereits von Cornelius[1]) bei *Palingenia longicauda* näher beschriebenen Weise auf- und abtanzenden Individuen sind ausschließlich die in großer Überzahl vorhandenen Männchen. Die Weibchen sitzen unterdes ruhig im Grase und beteiligen sich nicht an dem Tanz. Ab und zu steigt jedoch eines der Weibchen in schräg aufwärts gerichtetem Flug über den Schwarm der tanzenden Männchen hinweg in die Höhe. Sofort stürzen sich diese in größerer Anzahl auf das Weibchen und suchen zur Kopulation zu gelangen. Schließlich gelingt es einem Männchen den Thorax des über ihm befindlichen Weibchens mit den langen Vorderbeinen zu umklammern und durch Aufwärtskrümmen des Abdomens seinen doppelten Penis in die getrennt mündenden Ovidukte (vagina) einzuführen. Das Pärchen erhebt sich darauf in der Stellung, wie es Fig. 1 zeigt, hoch in die Lüfte und entschwindet gewöhnlich dem Auge. Etwa nach 10 Minuten, solange bleiben Männchen und Weibchen in Copula, steigt das Pärchen hernieder und trennt sich voneinander. Das Weibchen begibt sich nun nicht, wie es bei den oviparen Ephemeriden zu geschehen pflegt, alsbald zum nächsten Teich, um die Eier abzulegen, sondern sucht einen geschützten Ort auf, um dort 10—14 Tage in Ruhe ohne Nahrungsaufnahme zu ver-

Fig. 1.



Chloëon dipterum in Copula.

1) Beiträge zur näheren Kenntnis der *Palingenia longicauda*. Elberfeld 1848.

harren, bis in den befruchteten Eiern sich die Embryonen zu selbständig im Wasser lebensfähigen Larven entwickelt haben. Dann erst begibt es sich zum Wasser, um dort die Larven zu gebären und kurz darauf zu verenden.

Dies ist in kurzen Zügen die Fortpflanzungsgeschichte von *Chloëon dipterum*. Zur Ergänzung diene folgendes. Zunächst die Frage: Welcher Sinn führt die beiden Geschlechter zusammen? Da die im Wasser lebenden Larven jeglicher Geruchsorgane entbehren, war es nicht anzunehmen, dass irgend ein larvales Sinnesorgan etwa durch Funktionswechsel für die kurze Dauer des subimaginalen und imaginalen Lebens der Männchen sich in ein Geruchsorgan umgewandelt haben würde; auch sind an den Weibchen keinerlei Sekretionsorgane zur Ausscheidung von anlockenden Duftsekreten bemerkbar. Schon Pictet[1]) waren dagegen an den Männchen von *Chloëon* und einigen anderen Ephemeridenarten die neben den gewöhnlichen Seitenaugen nach oben gerichteten „Turbanaugen" aufgefallen. Wie dann später Zimmer[2]) nachwies, sind sie besonders geeignet, Bewegung wahrzunehmen. Folgende Beobachtungen zeigen, dass es in der Tat lediglich die Wahrnehmung des kontinuierlich ansteigenden Fluges der Weibchen im Gegensatz zu dem Auf- und Abtanz der Männchen ist, welche letztere veranlasst, sich auf die Weibchen zu stürzen. Nicht nur aus dem Grase aufgescheuchte bereits befruchtete Weibchen, die also gar keine Veranlassung gehabt hätten, die Männchen etwa durch duftende Sekrete anzulocken, sondern auch weibliche Subimagines, deren Geschlechtsöffnung noch verschlossen ist, ja sogar männliche Subimagines, kleine Käfer, Asiliden und Tipuliden wurden von den tanzenden Männchen hartnäckig attackiert, wofern sie nur in ähnlich ansteigendem Flug, wie es die *Chloëon*-Weibchen zu tun pflegen, über und durch den Schwarm der tanzenden Männchen dahinflogen.

Während die Männchen sehr bald nach der Kopulation an Erschöpfung sterben, suchen also die Weibchen meist in der Nähe der schwärmenden Männchen einen geschützten Sitzplatz auf, so dass befruchtete Individuen mit Leichtigkeit durch Abkätschern des Grases an den Flugplätzen in großer Zahl zu erhalten sind. Es findet wohl nur eine einmalige Befruchtung statt, denn wie sich bei genauerer Untersuchung der befruchteten Weibchen herausstellt, befinden sich in diesen sämtliche Embryonen stets im gleichen Entwickelungsstadium, auch erwiesen sich sämtliche Eier eines aus der erstmaligen Kopulation weggefangenen Weibchens als befruchtet. Während der Embryonalentwickelung im Abdomen des Weibchens, die sich auch bei nach der Befruchtung eingefangenen Weibchen

1) Pictet, Histoire naturelle des Insectes Néoroptères; II, Fam. des Éphémérines. Genève-Paris 1845.

2) Die Facettenaugen der Ephemeriden. Leipzig 1897. (Inaug.-Dissert.)

in der Gefangenschaft normal vollzieht, verharren sie gewöhnlich ruhig an ein und demselben Ort, meist auf der Unterseite von Blättern, so dass sie schwer zu sehen sind.

Die Dauer der Embryonalentwickelung im Muttertier wurde an einigen aus der Kopulation gefangenen und dann bis zur Ablage der Larven internierten Weibchen auf 10 –14 Tage festgestellt, ungefähr die gleiche Zeitdauer, die die Embryonalentwickelung in frisch befruchteten Eiern von *Ephemera vulgata* in Anspruch nahm.

Das Ablegen der jungen Larven habe ich in der Freiheit niemals beobachten können. Wahrscheinlich vollzieht es sich, wie es in einigen Fällen bei gefangen gehaltenen Weibchen erfolgte, des Nachts; ich fand nämlich in meinem Aquarium mehrfach am Morgen erschöpfte Weibchen mit ausgebreiteten Flügeln und von Larven freiem Abdomen auf dem Wasser liegen. Oft jedoch war es möglich, unter der binokulären Lupe zu beobachten, wie die Larven den Leib des Muttertieres verließen. Wenn man ein vor 10—14 Tagen befruchtetes Weibchen an den Flügeln anfasste, bog es sofort die letzten 3 Abdomensegmente in die Höhe, so dass der Intersegmentalspalt zwischen 7. und 8. Segment, in den die beiden Ovidukte getrennt münden, weit auseinander klaffte. Ein von vorn nach hinten verlaufendes Zittern überlief dann den Körper des Weibchens und bald drang aus dem erwähnten Spalt eine hellbraune Masse oft in zwei gesonderten Strängen hervor, die in Wasser gebracht sofort in einzelne Pünktchen sich auflöste. Die einzelnen Pünktchen erwiesen sich als einzelne Larven, die eingekrümmt, wie Fig. 2 es zeigt, in dem weichen Chorion des Eies eingeschlossen lagen. Sowie sie mit dem Wasser in Berührung kamen, begann die Larve energische Streckbewegungen zu machen, bis das Chorion meist am Kopfende zuerst riss. Durch weiteres Strecken unter Mithilfe der eifrig arbeitenden Mandibeln befreite sich die Larve völlig von der Eihaut, die sie zum größten Teil wohl dabei verzehrte, da nur kleine Reste davon im Wasser zu finden waren. Das Wasser übt hierbei wohl den zur Sprengung des Chorions veranlassenden Reiz aus, da aufs Trockene abgelegte, vom Chorion umschlossene reife Larven keinerlei Anstrengungen machten, sich von der Eihülle zu befreien, was aber sofort eintrat, wenn man sie darauf ins Wasser brachte. Wahrscheinlich dringt das Wasser nicht nur durch das Chorion in das Ei ein und unterstützt so durch den osmotischen Druck das Zerreißen der Eihülle, sondern wird wohl auch von den kleinen Larven in großer Menge in sich aufgenommen, so dass dadurch die vorher schlaffen, in mehrfachen Knickungen im Ei liegenden Gliedmaßen durch Schwellung die zur Streckung nötige Steifheit erhalten. In einem Falle beobachtete ich auch, dass die Larven bereits in der Intersegmentalfalte, wenn das Weibchen auf dem Wasser lag, die Eihülle ver-

ließen und dann sofort einzeln davonschwammen. Es mag das wohl das natürliche Verhalten sein, dessen Verlauf sich jedoch, wenn das Weibchen durch etwas gewaltsame Behandlung veranlasst wird, die Embryonen rasch und in großen Klumpen auszustoßen, in oben geschilderter Weise modifiziert. Man wird daher hier besser nicht von Ovoviviparie, wie es Joly tut, sondern von Viviparie im strengen Sinne reden.

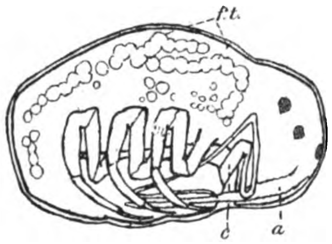
Es erhebt sich nun die Frage: Ist die Viviparie von *Chloëon dipterum* eine gelegentliche, oder bezeichnet sie das normale Verhalten? Als gelegentliche wäre sie zu betrachten, wenn sowohl die Ablage von frisch befruchteten Eiern als von Embryonen in jedem Entwickelungsstand zu beobachten wäre. Die Veranlassung dazu, die Eier nicht immer sofort nach der Befruchtung abzulegen, könnte etwa darin zu suchen sein, dass bei der vielfach weiten Entfernung des Flugplatzes vom nächsten stehenden Gewässer die Weibchen nicht gleich eine geeignete Stätte zur Ablage der Eier finden. Meine darauf gerichteten Untersuchungen haben jedoch zu dem sicheren Resultat geführt, dass die Viviparie bei *Chloëon dipterum* durchaus das normale Verhalten darstellt. Die Gründe dafür sind folgende: Während z. B. die Weibchen der Gattungen *Ephemera*, *Baëtis* und anderer nicht viviparer Ephemeriden beim Ergreifen nach der Befruchtung sofort die Eier von sich geben, tut dies das befruchtete *Chloëon*-Weibchen selbst bei recht gewaltsamer Behandlung niemals. Auch wenn das Abdomen bereits 6—8 Tage alte Embryonen beherbergt, ist dass Muttertier nicht durch Reizung zu veranlassen, seine Nachkommenschaft aus ihrem schützenden Hinterleib auszustoßen. Bringt man aber durch gewaltsames Öffnen des Abdomens die unreifen Embryonen mit Wasser in Berührung, so beobachtete man, dass die Eier durch Wasseraufnahme anschwellen, bis das Chorion platzt und die dorsal noch nicht geschlossenen Embryonen sofort zugrunde gehen. Hieraus geht deutlich hervor, dass eine vorzeitige Ablage der Eier oder Embryonen den Tod der Nachkommenschaft zur Folge haben würde.

Die Larven müssen alle erst eine bestimmte Stufe der Entwickelung erreicht haben, ehe sie das Muttertier ohne Schaden verlassen können. Fig. 3 zeigt eine Larve, die soeben die Eihülle abgestreift hat. Von äußeren Organen fehlen ihr noch die Kiemen, die, wie es auch Lubbock[1]) beobachtet hat, im Verlauf der ersten Tage des freien Lebens im Wasser hervorsprossen. Die Atmung erfolgt also auf diesem Stadium wohl durch die äußerst zarte Haut, zumal auch die Tracheenstämme noch solide Zellstränge ohne Lumen sind. Ferner ist von den drei Schwanzborsten die mittlere noch nicht

1) On the Development of *Chloëon (Ephemera) dimidiatum*. I u. II Transact. Linn. Soc. vol. XXIV u. XXV. London 1864 u. 1865.

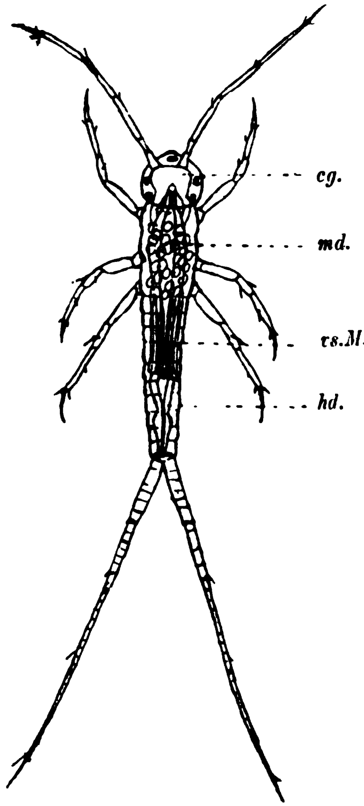
sichtbar. Die inneren Organe sind mit Ausnahme der Geschlechtsorgane vollständig funktionsfähig ausgebildet, nur ist die Zahl der Malpighi'schen Gefäße eine geringere als bei der älteren Larve. Auf jeder Seite des Darmes entspringt nur ein Malpighi'sches

Fig. 2.



Junge Larve vom Chorion umgeben.
ft = Fettröpfchen; *c* = Cerci;
a = Antenne.

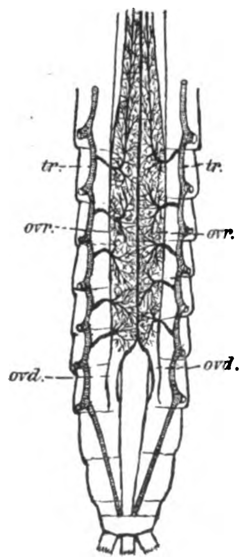
Fig. 3.



Larve von *Chloëon dipterum* gleich nach Verlassen des Eies, etwa 60 : 1.

cg. = Cerebralganglion; *md.* = Mitteldarm mit Fettröpfchen; *vs.M.* = Malpighi'sche Gefäße; *hd.* = Hinterdarm.

Fig. 4.



Weibliche Nymphe von *Chloëon* dorsal geöffnet; etwa 5 : 1.
tr. = Tracheen; *ovr.* = die beiden Ovarialschläuche; *ovd.* = Ovidukte.

Gefäß am Beginn des Hinterdarmes im 5. Abdominalsegment, zieht dann nach vorn bis fast ins 2. Thorakalsegment, um dort wieder nach hinten umzubiegen und in geradem Verlauf bis ins 5. Abdominalsegment sich zu erstrecken, wo es blind geschlossen endigt. Der Darm lässt bereits scharf gesondert die drei Abschnitte, Vorder-

darm, Mitteldarm und Hinterdarm erkennen; das Ende des Mitteldarmes ist jedoch etwas nach vorn verschoben, in das 5. statt in das 7. Abdominalsegment. In der dorsalen Wand dieses Darmabschnittes sind wie im Fettkörper zahlreiche Fettropfen, Reste des Nahrungsdotters, anzutreffen. Die Pulsationen des wohl ausgebildeten Herzens sind leicht wahrnehmbar. Die Geschlechtsanlage liegt im 2. und 3. Abdominalsegment in Gestalt eines aus wenigen großen, meist in Mitose befindlichen Geschlechtszellen bestehenden Streifens dorsal dem Darm auf. Das Bauchmark ist deutlich in ein Unterschlundganglion und in drei thorakale sowie acht abdominale Ganglien gegliedert, die aber noch so eng aneinander gerückt liegen, dass es mehr einem segmental eingekerbten ganglиösen Wulst als dem bekannten Strickleiterbilde gleicht. Die auf dem fast den ganzen Kopf ausfüllenden Cerebralganglion liegenden fünf Augenflecke haben annähernd gleiche Größe und sind pigmentierte becherförmige Einsenkungen. Die dorsale und ventrale Längsmuskulatur sowie die segmentale Quermuskulatur erweist sich als gut ausgebildet. Da auch die Mandibeln bereits chitinöse Kauflächen aufweisen, so ist also die Larve beim Verlassen des Muttertieres vollständig zu selbständigem Leben befähigt.

Alle 600—700 Larven, die ein Muttertier beherbergt, befinden sich beim Verlassen des mütterlichen Abdomens auf dieser Entwickelungsstufe. Calori ist daher im Irrtum, wenn er sagt, die der Geschlechtsöffnung zunächst gelegenen Embryonen seien die am weitesten entwickelten, während weiter nach dem Thorax zu immer jüngere Entwickelungsstadien anzutreffen seien, was auf eine mehrmalige Befruchtung schließen lasse. Höchst selten befand sich unter den wohl ausgebildeten jungen Larven ein in der Entwickelung meist ganz erheblich zurückgebliebenes Ei, was wohl als Produkt anormaler Entwickelungsstörung anzusehen ist, zumal es meistenteils auch nicht mehr lebensfähig zu sein schien.

Es stand zu erwarten, dass in der Beschaffenheit des Ovariums und der Eier von *Chloëon dipterum* mit der Viviparie in Zusammenhang stehende Eigentümlichkeiten anzutreffen wären. Es wurden daher die Ovarien der Larve verschiedenen Alters, der Subimago, der unbefruchteten und befruchteten Imago teils durch Präparation in toto, teils durch die Schnittmethode untersucht, Da ferner die Histologie des Ovariums der Ephemeriden bisher noch nicht genauer untersucht war, wurde die Untersuchung auch hierauf ausgedehnt.

Das Ovarium der Nymphe, Fig. 4, d. h. der vor der Häutung zur Subimago stehenden Larve, präsentiert sich, wenn man diese dorsal öffnet, als zwei dorsal dem Darm aufliegende, in der Mediane aneinander gepresste Wülste, die sich vom 1. Thorakal- bis zum 6. Abdominalsegment erstrecken. In den thorakalen Segmenten sind sie durch die gewaltige Flügelmuskulatur seitlich stark zusammen-

gepresst. Im 6. Abdominalsegment setzen sich an die beiden Ovarialschläuche nach hinten die Ovidukte an, die den Darm seitlich umgreifend ventralwärts bis zur Grenze zwischen 7. und 8. Segment ziehen, wo sie, ohne sich zu vereinigen, an der Körperwand angeheftet sind. Jeder Ovarialschlauch ist von einer mesodermalen Hülle umgeben, auf der sich ein reich verzweigtes Netz von Tracheen ausbreitet. Die Tracheen entstammen fünf starken Zweigen, die jederseits im 2. bis 6. Abdominalsegment den seitlichen Haupttracheen entspringen. Sie sind bis in die feinsten Verzweigungen hinein stark gelbbraun bis dunkelbraun pigmentiert, so dass das von ihnen umsponnene Ovarium durch die Cuticula namentlich frisch gehäuteter Tiere deutlich hindurch schimmert.

Querschnitte durch einen Ovarialschlauch ergeben folgendes Bild, das die schematische Zeichnung Fig. 5a verdeutlichen möge. In der Mediane des Ovarialschlauches, in seinem dorsalen Teil stark zusammengepresst, liegt der noch keine Eier enthaltende Calyx (Palmén)[1]), aus großen in der Flächenansicht polyedrischen Zellen bestehend. Auf seinem dorsalen Teil sind zahlreiche Eischläuche mit ihm verwachsen. Jeder Eischlauch enthält in seinem proximalen Abschnitt ein von Follikelepithel umschlossenes ziemlich großes Ei, an das sich distal die kolbig geschwollene Endkammer anschließt, die ihrerseits wieder in den Endfaden ausläuft. Die letzteren heften sich an die das ganze Ovarium einschließende mesodermale Hülle an.

Von histologisch Bemerkenswertem sei folgendes erwähnt. Das Keimbläschen liegt in dem der Endkammer zugekehrten Eipol. Die Eizelle sendet deutliche protoplasmatische Fortsätze in die Endkammer, die namentlich bei jungen Larven, Fig. 6, sehr gut zu sehen sind. Die Zellen der prall gefüllten Endkammer weisen selbst bei jüngeren Larven keinerlei Mitosen mehr auf, sondern scheinen, wie ihre eigentümlich gestalteten Kerne zeigen, der Degeneration verfallen zu sein.

In der Tat, betrachten wir das Ovarium einer Subimago, das im wesentlichen, abgesehen von der bereits weiter fortgeschrittenen Reifung des Eies, dasselbe Bild bietet, so finden wir ebenfalls in jeder Eiröhre nur ein Ei und die Zellen der Endkammer noch weiter degeneriert. Der Calyx ist auch bei der Subimago noch frei von Eiern.

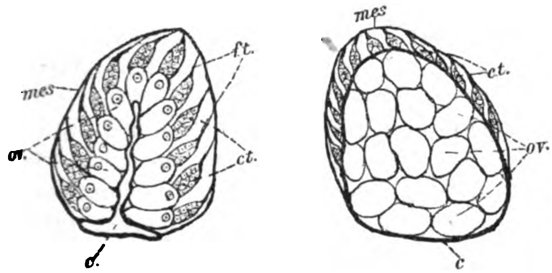
Das Ovarium der unbefruchteten Imago zeigt ein ganz anderes Bild, Fig. 5b. Sämtliche Eier sind jetzt in den Calyx getreten. diesen in einen prall gefüllten Schlauch verwandelnd. Dorsal sitzen diesem Schlauch zwischen Calyxwand und der mesodermalen Wand

1) Vgl. Palmén: Über paarige Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane bei Insekten. Helsingfors 1884.

des Ovariums eingeklemmt die Eiröhren auf, welche jetzt nur noch aus der leeren Eikammer und der noch weiter degenerierten Endkammer bestehen. Die regellos im Calyx liegenden Eier sind von einem zarten, nicht chitinösen Chorion bekleidet, was vielfach ein polyedrisches Zusammenpressen der Eier zur Folge hat. Auch die Ovidukte sind fast in ihrer ganzen Länge mit Eiern gefüllt.

Die Befruchtung der Eier findet überall im ganzen Calyx statt; man findet Spermatozoen bis vorn in das erste Thorakalsegment eingedrungen. Während der Embryonalentwickelung, die sich also im Calyx vollzieht, schwinden die Reste der Eiröhren allmählich vollständig.

Fig. 5.



a b

Fig. 6.

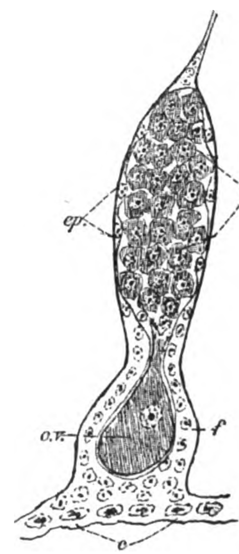


Fig. 5. Schnitte durch einen Ovarialschlauch.
a einer Nymphe } von *Chloëon dipterum.*
b einer Imago }
c = Calyx; *ov.* = Eier; *ft.* = Endfaden; *ct.* = Endkammern mit Nährzellen; *mes.* = mesodermale Hülle des Ovariums.

Fig. 6. Längsschnitt durch eine Eiröhre einer jungen *Chloëon*-Larve. *c* = Calyxwandung; *f* = Follikelepithel; *ov.* = Eizelle mit protoplasmatischem Fortsatz in die Endkammer; *cn.* = Nährzellen; *ep.* = Epithel der Eiröhre.

Das bedeutungsvolle Resultat dieser anatomisch-histologischen Befunde ist also folgendes:

In den telotrophen[1]) Eiröhren von *Chloëon dipterum* wird nur je ein Ei gebildet, alle übrigen Keimzellen werden als Nährzellen teils zur Bildung dieses Eies verbraucht, teils später vollkommen resorbiert. Die mit ganz weichem, nicht chitinösen Chorion umgebenen Eier verbleiben bis zum Imaginalstadium in den Eiröhren und treten wahrscheinlich erst während der Häutung zur Imago in den Calyx, wo die Befruchtung stattfindet und die Embryonalentwickelung sich vollzieht. Die Zahl der Eiröhren beträgt mithin 600—700 entsprechend der Zahl der Eier in einem Weibchen.

---

1) J. Gross: Untersuchungen über die Histologie des Insektenovariums. Zool. Jahrb. XVIII. Bd., 1. Heft, 1903.

Ich versuchte nun weiter festzustellen, ob außer *Chloëon dipterum* noch andere Ephemeriden vivipar seien.

Da es nicht immer leicht ist, bei den in weniger großen Schwärmen auftretenden Ephemeriden der befruchteten Weibchen habhaft zu werden, untersuchte ich zunächst Eier und Ovarium der sicher oviparen Gattung *Ephemera*, um eventuell im Bau des Ovariums ein Unterscheidungsmerkmal zwischen oviparen und viviparen Ephemeriden aufzufinden.

Die larvaren Eiröhren enthielten hier je nach dem Alter der Larve 8—10 Eikammern, an die sich erst distal die Endkammer anschloss. Ob die Eiröhren als telotroph oder panoistisch[1]) zu betrachten sind, muss ich zurzeit noch dahingestellt sein lassen, vermute jedoch das erstere. Die ältesten Eier waren von einem dicken, die Konservierung sehr erschwerenden chitinösen Chorion umkleidet. Ein Teil von ihnen war bei älteren Larven sowie bei der Subimago bereits im Calyx anzutreffen.

Aus diesen Befunden, verglichen mit den entsprechenden Verhältnissen bei *Chloëon dipterum*, glaube ich als auf die Larve, Subimago und unbefruchtete Imago anwendbares Kriterium dafür, ob eine Ephemeride ovipar oder vivipar sei, folgendes ansehen zu dürfen:

1. Eine Ephemeride ist ovipar, a) wenn in jeder Eiröhre mehrere Eier nacheinander gebildet werden (polyoistisch)[1]), die dann sukzessive zum Teil bereits während des nymphalen und subimaginalen Lebens in den Calyx gelangen, b) wenn die Eier mit einem starken chitinösen Chorion bekleidet sind.

2. Eine Ephemeride ist vivipar, a) wenn in jeder Eiröhre nur ein Ei gebildet wird (monoistisch)[1]), das erst bei der Imago im Calyx anzutreffen ist, b) wenn die Eier von einem dünnen, weichen, nicht chitinösen Chorion umgeben sind.

Folgende Bemerkungen mögen dartun, dass diese Merkmale tatsächlich mit der verschiedenen Fortpflanzungsweise im Zusammenhang stehen.

Die Embryonalentwickelung im mütterlichen Körper, mit der eine Volumenvergrößerung der Eier Hand in Hand geht, bringt es mit sich, dass die Zahl der Eier bei viviparen Tieren geringer sein muss als bei oviparen. Zur Verringerung der Zahl der Eier gab es im Verlauf der Phylogenese (hierbei ist die Oviparie als das Ursprüngliche angenommen) zwei Wege: entweder verringerte sich die Zahl der Eiröhren, oder die Zahl der Eier, die in jeder Eiröhre gebildet werden, wurde reduziert. Es bedarf keiner weiteren Begründung dafür, dass der letztere Weg der nächstliegende war. Mithin scheint es berechtigt zu sein, bei den Ephemeriden aus

1) Ich glaube, man wird diese Verhältnisse mit keinen kürzeren und treffenderen Ausdrücken als den obigen bezeichnen können, und werde mich ihrer weiterhin bedienen.

dem Vorhandensein monoistischer Eiröhren auf Viviparie, aus dem Vorhandensein polyoistischer Eiröhren auf Oviparie zu schließen.

Der verschiedene Zeitpunkt des Eintretens der Eier in den Calyx erklärt sich leicht. Das Nachdrängen der heranwachsenden jüngeren Eier in den polyoistischen Eiröhren hat zur Folge, dass die älteren Eier in den Calyx gedrängt werden. Bei den monoistischen Eiröhren bedarf es einer besonderen Anstrengung, damit die nicht unter Druck stehenden Eier in den Calyx gelangen, zumal von vornherein keine Kommunikation des Lumens der Eiröhre mit dem des Calyx besteht.

Nun verläuft, wie ich oft beobachtet habe, die Häutung zur Imago bedeutend schwerer als die Häutung zur Subimago, es mag daher wohl sein, dass erst die heftigeren Kontraktionen des Abdomens bei der letzten Häutung das Eintreten der Eier in den Calyx bewirken.

Auch die verschiedene Beschaffenheit des Chorions kann leicht mit der Ovi- bezw. Viviparie in Zusammenhang gebracht werden. Müssen die Eier ihre Embryonalentwickelung außerhalb des mütterlichen Körpers im Wasser durchmachen, so bedürfen sie einer schützenden Hülle, während eine solche den im mütterlichen Körper verbleibenden Eiern nicht nur nicht nötig ist, sondern auch eine vielleicht auf osmotischem Wege stattfindende Ernährung der Embryonen verhindern würde.

Ich wandte daher ohne Bedenken die obigen Kriteria, welche es ermöglichen, aus der Beschaffenheit des Ovariums der Nymphe, Subimago und unbefruchteten Imago auf Vivi- oder Oviparie zu schließen, teils auf die selbst gefangenen, teils auf die in der Literatur beschriebenen Ephemeridenarten an.

Von mir selbst wurden folgende Arten, die ich in der Umgebung Leipzigs gefangen habe, untersucht:

1. *Ephemera vulgata*, Larve, Subimago, Imago,
2. „ *danica*, „ „ „
3. *Siphlurus lacustris*, „ „ „
4. „ nov. spec., „ „ „
5. *Heptagenia* spec.?, „ „ „
6. *Caenis grisea*, „ „ „
7. *Baëtis rhodani*, „ „ „
8. *Ephemerella* spez.?, Larve,
9. *Leptophlebia submarginata*, Imago,
10. *Habrophlebia fusca*, Larve, Imago,
11. *Chloëon simile*, Larve, Subimago, Imago.

Bei 1—8 und bei 10 waren beide Kriteria für Oviparie anzutreffen. Bei *Leptophlebia submarginata* (9), wo mir nur eine mehrere Tage alte unbefruchtete selbstgezüchtete Imago zur Verfügung stand, waren die Eischläuche bereits fast ganz degeneriert, so dass man nicht mehr, etwa an darin befindlichen noch unfertigen Eiern,

erkennen konnte, ob die Eiröhren polyoistisch waren. Jedoch waren ihre Eier von einem dicken Chorion bekleidet und die Anzahl der nicht etwa besonders kleinen Eier bei dieser kleinen Ephemeride eine sehr beträchtliche, sie betrug 1800—2000.

Die Zahl der Eier bei dem unter 1—10 genannten Arten überhaupt schwankte zwischen ca. 1600 (*Siphlurus*) bis etwa 5000 *Ephemera vulgata*).

Von diesen Arten (1—10) dürfte mithin keine vivipar sein. Anders steht es mit *Chloëon simile.* Wie zu erwarten, fanden sich bei ihrer Subimago und Imago, die ich durch Aufzucht erhielt, die unter 2, a) und b) genannten Verhältnisse vor, so dass sie als ebenfalls vivipar zu betrachten war. Eine erfreuliche Bestätigung erfuhr dieser Schluss, als es mir später glückte, mehrere befruchtete Weibchen dieser Art zu fangen, die alle Embryonen beherbergten.

Aus den Untersuchungen Palméns[1]) lassen sich auf Grund obiger Kriteria noch folgende Arten als vivipar anfügen:

1. *Heptagenia elegans,*
2. „ *venosa,*
3. „ *fluminum,*
4. *Polymitarcys virgo.*
5. *Pothamantus luteus,*
6. *Palingenia longicauda,*
7. *Oligoneuria rhenana.*

Lubbock bildet in seiner Arbeit über die Entwickelung von *Chloëon dimidiatum* die Eiröhre einer Nymphe ab (Taf. 58 Fig. 10) und beschreibt sie wie folgt[2]): The ovaries consist of a great number of short egg-tubes, each of which is divided into two chambers. The upper chamber contains a number of vitellogenous cells; it is elongated and more or less cylindrical in form, terminating at the upper end, as usual, in a delicate string. The lower chamber is elliptic, and contains numerous oil-globules, some of large size. It has a greenish hue, caused by the presence of numerous small globules.“ Hieraus geht hervor, dass auch in den Eiröhren von *Chloëon dimidiatum* nur ein Ei gebildet wird. Mithin dürfte auch diese Art vivipar sein.

Die Frage nach der Verbreitung der Viviparie unter den Ephemeriden ist somit nach dem Stand der gegenwärtigen Kenntnis dahin zu beantworten, dass bisher als vivipar nur *Chloëon dipterum, simile* und *dimidiatum* bekannt sind, während alle anderen oben genannten Arten als ovipar anzusehen sind.

Welche biologische Bedeutung dieser in der Familie der Ephemeriden so vereinzelt auftretenden Viviparie zuzuschreiben ist, wage ich nicht zu entscheiden. Immerhin scheint die Tatsache, dass die Larven keiner anderen Ephemeride so weit verbreitet und so zahlreich von mir angetroffen worden sind wie die von *Chloëon dip-*

1) Vergl. Note 1 S. 474.
2) On the Development of *Chloëon (Ephemera) dimidiatum.* Transact. Linn. soc., vol. XXV, S. 480.

terum, trotz der geringeren Menge der Eier bei dieser Art, darauf hinzudeuten, dass bei dieser viviparen Ephemeride ein geringerer Teil der Nachkommenschaft während der Entwickelung dem Tode anheimfällt als bei den oviparen Arten.

Meine weiteren Untersuchungen sollen vor allem noch auf folgende Punkte gerichtet sein. Findet eine Ernährung der Embryonen im Calyx des Muttertieres statt? Hierzu sei bemerkt, dass ich bisher noch keine sicheren Anzeichen dafür gefunden habe. Ferner bedarf der Mechanismus der Eiablage bezw. der Geburt der Larven bei den Ephemeriden noch einer genaueren Aufklärung, da es bislang noch nicht feststeht, ob dieselbe durch die Tätigkeit der Körpermuskulatur, des luftgefüllten Darmes, oder etwa auf den Wänden des Calyx und Oviduktes befindlicher Muskulatur erfolgt.

Endlich dürfte auch eine genaue Untersuchung der Eireifung bei *Chloëon dipterum* interessante Resultate versprechen. Diese Ephemeride besitzt nämlich die ungewöhnliche Zahl von fünf Chromosomen, was einen eigentümlichen Modus der Reifeteilungen im Ei erwarten lässt.

Zur Kenntnis des Stickstoff-Stoffwechsels bei marinen wirbellosen Tieren.

Von **Luigi Sanzo**,
Privatdozent der Zoologie und vergl. Anatomie.
(Aus dem Labor. für exp. Pharmakol. zu Messina: Direk. prof. A. Benedicenti.)

I.

Die vorliegenden Untersuchungen, welche zum Ziele hatten, die Frage zu beantworten, ob bei marinen Wirbellosen Harnstoff als Endprodukt des Stoffwechsels vorkommt, was ja bei Wirbeltieren ganz allgemein ist, sind dem Interesse entsprungen, dass das Problem des Stoffwechsels bei diesen Tieren erweckt. Über die feineren synthetischen und dissoziativen Prozesse, die in den Geweben vor sich gehen, besitzen wir ziemlich spärliche Kenntnisse, selbst bei den Vertebraten, und fast gar nichts, wenn wir uns zu den Wirbellosen wenden. Als Ausgangspunkt nun für ein systematisches Studium der Stoffwechselvorgänge, in deren verschiedenen Phasen bei diesen niederen Tieren, soweit es die heutigen Untersuchungsmittel erlauben, scheint vor allem die Kenntnis der Endprodukte des Stoffwechsels; erst mit deren Hilfe können die Bahnen ermittelt werden, in welchen man sich bewegen muss, um mittelst der Analyse und des Experimentes zur Rekonstruktion der in der Natur sich abspielenden Prozesse zu schreiten.

Unter den verschiedenen Stoffwechselendprodukten richtete ich mein Augenmerk auf das Vorkommen des Harnstoffs in der Perivisceralflüssigkeit, im Blute, in der Hämolymphe, der Leber und den Muskeln verschiedener Repräsentanten der marinen Wirbellosenfauna.

II.

Wenn die Untersuchungen über das Vorkommen von Harnstoff in den verschiedenen Körperflüssigkeiten und Geweben der Wirbeltiere zahlreich und die positiv ausgefallenen Resultate dieser Untersuchungen außer Frage stehen, so kann das nicht von auf marine Wirbellose sich beziehenden Schriften behauptet werden, auch sind die darin mitgeteilten Resultate nicht über jeden Zweifel erhaben.

Lacaze-Duthiers (1855)[1]) und Riche haben die kristallinischen Sedimente aus dem Auszug der Bojanus'schen Organe von *Lutraria* chemisch untersucht und dabei die charakteristischen Reaktionen der Harnsäure beobachtet; als sie aber die in derselben Weise erhaltenen Produkte von *Mactra* studierten und bei der Murexidprobe auf ein negatives Resultat stießen, ließen sie sich dazu verleiten, zu glauben, die untersuchte Substanz enthielte Harnstoff. Diese Meinung der erwähnten Autoren kann gewiss nicht beachtet werden, insofern hier jegliche sichere Daten über die Darstellung und Nachweis des Harnstoffes fehlen.

C. Voit (1860)[2]) konnte in den Perlmuscheln keine Spuren von Harnstoff nachweisen.

Paul Bert (1867)[3]) hatte ebenfalls negative Resultate mit dem Harne von *Sepia*, den er mit Salpetersäure abdampfen ließ.

Rabuteau und Papillon (1873)[4]) suchten nach dem Harnstoff in dem Blute der Krabben in der von Leconte angegebenen Weise: und zwar gaben 53 ccm des Blutes nach der Behandlung mit Bleiacetat 30 ccm Stickstoff; in einem anderen Versuch aber konnten aus 77 ccm Blut nur 21 ccm Stickstoff bekommen werden. Die große Differenz der erhaltenen Resultate der beiden Versuche macht die Genauigkeit der Ausführung derselben fraglich.

Jolyet und Regnard (1877)[5]) behaupten, dass „le sang de crabe-tourteau contient un peu d'urée, de 4 à 5 centig. pour 1000", aber sie sagen nichts über die zum Nachweis und quantitative Bestimmung des Harnstoffs angewandte Methode.

Fredericq (1878)[6]) behandelte eine kleine Menge Harn, der von einigen Exemplaren von *Octopus* gesammelt wurde, mit Alkohol.

---

1) Lacaze-Duthiers, Mém. sur l'organe de Bojanus (Ann. des sciences nat., 4. Série, 1855, t. IV., p. 312).

2) C. Voit. Anhaltspunkte für die Physiologie der Perlmuscheln (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 10, 1860, S. 488).

3) Paul Bert, Memoire sur la physiologie de la Seiche (Mem. de la Soc. de sciences phys. et nat. de Bordeaux 5, 1867, p. 115—137).

4) Rabuteau et Papillon, Observations sur quelques liquides de l'organisme des Poissons, des Crustacés et des Cephalopodes (Compt. rend. 77; 1873, p. 135—138).

5) Jolyet et Regnard, Recherches physiologiques sur la respiration des animaux aquatiques (Arch. de Physiol. 2. Ser., Vol. 4, 1877, p. 600).

6) L. Fredericq, Sur l'organisation et la physiologie du Poulpe (Bull. de l'Acad. roy. de Belgique, II. Ser., 46, 1878, Nr. 11).

setzte dem Filtrate Salpetersäure zu und dampfte ein, aber mit negativem Erfolg.

Krukenberg (1880)[1]) suchte nach Harnstoff in der Leber verschiedener Mollusken (*Arca Noë*, *Turbo rugosus*, *Mytilus galloprovincialis*) und in Muskeln mariner Krebse. Die alkoholischen Auszüge der untersuchten Organe hinterließen beim Verdampfen eine kristallinische Masse, welche der genannte Autor für Harnstoff hielt, sich hauptsächlich auf deren kristallographischen Charakter und Löslichkeitsverhältnisse stützend. Dass solche Anhaltspunkte ungenügend sind, um mit Sicherheit das Vorkommen von Harnstoff oder einer ihm analogen Substanz zu behaupten, ist ja klar, besonders wenn man die bedeutenden Mengen basischer stickstoffhaltiger Verbindungen, die in der Leber und den Muskeln von Mollusken vorkommen, die mit Harnstoff nichts gemein haben, in Betracht zieht.

Mourson und Schlagdenhauffen (1882)[2]) behaupten, ohne jedoch die gebrauchte Methode anzugeben, dass sie in 1000 Teilen der Körperflüssigkeit von *Strongylocentrotus lividus* 3,55 g organischer Stoffe vorgefunden haben, Stoffe, die aus Fettsubstanzen, Lecithin, einen Ptomaïn, ganz geringen Mengen Harnstoff (0,10—0,013$^0/_0$), Eiweißkörpern und anderen näher nicht bestimmten Substanzen bestanden.

Griffiths und Jollows (1885)[3]) untersuchten das Bojanus'sche Organ der Anodonten auf Harnstoff. Nachdem aus dem alkoholischen Auszuge der Alkohol durch Verdampfen verjagt wurde, soll die wässerige Lösung des dabei erhaltenen Rückstandes nach Behandeln mit Oxalsäure einen kristallinischen Niederschlag gegeben haben, der unter dem Mikroskope betrachtet, sich als oxalsaurer Harnstoff erwies.

Mit denselben Bojanus'schen Organen von *Anodonta* beschäftigte sich auch Letellier (1887)[4]). Der Rückstand des alkoholischen Extraktes wurde in Wasser aufgenommen und die wässerige Lösung mit Barythydrat gefällt; das Filtrat wurde nach der Entfernung des Barytüberschusses mit Kohlensäure konzentriert und über Schwefelsäure getrocknet. Der Autor will dabei Kristalle erhalten haben, die das Aussehen von Harnstoffkristallen hätten, wie diese in dem Atlas von Robin und Junke abgebildet sind. Das Behandeln mit Salpetersäure und Oxalsäure hätte Kristalle gegeben,

1) Krukenberg. Beiträge zur Kenntnis der Verbreitung des Harnstoffs und der Amidosäuren bei wirbellosen Tieren (Vergl. Studien, 1. Reihe, 2. Abt., 1880, S. 31—35).

2) Mourson et Schlagdenhauffen. Nouvelles recherches chimiques et physiol. sur quelques liquides organiques (eau des oursins etc. [Compt. rend. 95, 1882]).

3) A. B. Griffiths und H. Jollows. Chemico-biological examination of the Organ of Bojanus in *Anodonta* (Chem. News, 51, 1885, p. 241).

4) A. Letellier. Etude de la fonction urinaire chez les Mollusques acephales (Arch. de Zool. exper. [2]5 bis 1887).

deren Formen denjenigen des salpetersauren und oxalsauren Harnstoffes entsprächen; Natriumhypobromit und das Millon'sche Reagens hätten aus den erhaltenen Kristallen Stickstoff entwickelt. Derselbe Autor untersuchte die Bojanus'schen Organe auch von *Mytilus edulis* auf das Vorkommen des Harnstoffes in ihnen. Er verfuhr dabei in folgender Weise: nachdem das Organ durch Behandeln mit Alkohol und Wasser von den Fetten befreit war, wurde mit basischem Bleiacetat gefällt, und das Filtrat, aus welchem der Überschuss von Blei mittelst Schwefelwasserstoff entfernt war, eingedickt und nach Zusatz von Salpetersäure über Schwefelsäure getrocknet. In der Mutterlauge glaubte Letellier Kristalle zu erkennen, deren Form derjenigen des salpetersauren Harnstoffes ähnlich war.

Halliburton (1893)[1]) behauptet in seinem Lehrbuch der physiologischen und pathologischen Chemie bei marinen Decapoden Krebsen eine prozentual kleine Quantität von Harnstoff nachgewiesen zu haben, teilt aber nichts über die dabei angewendete Methode mit.

Lindemann (1900)[2]) konnte außer Harnsäure und Ammoniak auch das Vorhandensein von Harnstoff im Harne von *Eledone moschata* konstatieren; der Harn wurde aus den Nephridialsäcken gesammelt, nachdem die Ureteren unterbunden waren, was einen urämischen Zustand hervorgerufen haben soll. Durch Behandeln der Flüssigkeit mit Alkohol erhielt er einen kristallinischen Niederschlag, der sich zum Teil in absolutem Alkohol löste. Nach dem Verdampfen des Alkohols blieben Kristalle zurück, die mittelst Natriumhypobromit zerlegt werden konnten und mit Salpetersäure und Oxalsäure die entsprechenden charakteristischen kristallinischen Verbindungen gaben; aber auch Lindemann konnte einem Fehler nicht entgehen: er hat nämlich die in Alkohol löslichen stickstoffhaltigen Substanzen, wie Kreatin, Kreatinin und andere, die event. als Endprodukte des ganz unbekannten Stoffwechsels der Wirbellosen vorkommen könnten, und die dann durch das Hypobromit ebenfalls zerlegt würden, nicht zu eliminieren versucht; so dass schließlich nur die kristallographischen Daten zurückbleiben, die aber viel zu ungenügend erscheinen, wenn es sich um einen sicheren Nachweis von Harnstoff handelt. Zum Schlusse dieses historischen Überblickes möchte ich noch die Beobachtungen von Henze (1905)[3]) erwähnen, der neuerdings beim Studium der Muskelchemie der Octopoden keinen Harnstoff in diesen Organen gefunden zu haben glaubt.

1) Halliburton. Lehrbuch der chem. Physiologie u. Pathologie 1893, S. 342.
2) Lindemann. Ziegler's Beiträge f. path. Anat. 27, 490.
3) Henze. Beiträge z. Muskelchemie der Octopoden (Zeitschr. f. physiol. Chemie Bd. 43, p. 477).

Es sind somit einerseits Forscher, die in bezug auf das Vorhandensein von Harnstoff in den von ihnen untersuchten Tierarten zu negativen Schlüssen gekommen sind, andererseits andere, die das Vorkommen dieses Körpers bejahen, aber von diesen letzteren Autoren teilen die einen nichts Näheres über die angewandten Methoden mit, während die übrigen Methoden gebrauchten, die für diesen Zweck ungenügend erscheinen.

Somit wäre die Frage nach dem Vorkommen oder Fehlen des Harnstoffes bei marinen Wirbellosen und besonders nach der Stätte seiner event. Bildung, noch nicht genügend geklärt, weswegen die vorliegenden Untersuchungen als berechtigt erscheinen.

Ich muss aber von vornherein ausdrücklich erklären, dass es auch mir nicht gelungen ist, eine genügende Menge der fraglichen Substanz zu isolieren, die es erlauben würde, ganz sicher zu behaupten, dass in marinen Wirbellosen Harnstoff vorkommt. Eine solche Behauptung könnte nur durch positiven Ausfall der Elementaranalysen der isolierten Substanz berechtigt erscheinen. Leider war es mir aber versagt, dieselbe ausführen zu können, zum Teil infolge der begegneten Schwierigkeiten, zum Teil aber, weil es die kleinen Quantitäten der erhaltenen Substanz nicht gestatteten. Obgleich also meine Untersuchungen in dieser Hinsicht unvollständig erscheinen, kann ihnen doch der bescheidene Anspruch vergönnt sein, folgende zwei Tatsachen bewiesen zu haben:

1. Wenn man Blut, Perivisceralflüssigkeit und Gewebe von marinen wirbellosen Tieren nach derselben Methode behandelt, welche zur Isolierung des Harnstoffes im Blute und den Geweben der höheren Wirbeltiere dient, indem man alle übrigen Substanzen, welche Stickstoffentwickelung geben könnten, eliminiert, so gelangt man schließlich immer zu einem Stoffe, der alle Reaktionen des Harnstoffes gibt und der mit Natriumhypobromit Stickstoff entwickelt;
2. diese stickstoffhaltige Substanz kommt bei allen von mir darauf untersuchten marinen Tieren in wechselnden Mengen vor; die Leber ist als die Hauptstätte ihrer Bildung anzusehen, wie es auch für Harnstoff bekannt ist.

Im folgenden werde ich also von Harnstoff sprechen, indem ich mich, nach den vorangeschickten Erklärungen und so lange kein Gegennachweis geliefert ist, für berechtigt halte, die Identität der stickstoffhaltigen Substanz, die mit der von mir gebrauchten Methode erhalten wurde, mit Harnstoff zu behaupten.

Ich hoffe aber, dass andere Forscher im Besitze größerer Mittel und reicheren Materials den sicheren Nachweis der Identität beider Stoffe führen können werden.

III.

Die Substanz, welche auf event. Vorkommen von Harnstoff untersucht werden sollte, und die, falls fest (Leber, Muskeln) zu

einem Brei verrieben, falls flüssig (Periviscerealflüssigkeit, Hämolymphe, Blut) filtriert wurde, wurde mit der dreifachen Menge von absolutem Alkohol behandelt, um die Eiweißkörper zu fällen. Die Dauer der Einwirkung des Alkohols war von 4—6 Stunden für die Periviscerealflüssigkeit, 8—10 für Blut und Hämolymphe und 1—2 oder noch mehr Tage für Leber und Muskeln.

Das alkoholische Gemisch wurde nun auf eine sehr kurze Zeit zum Sieden gebracht und durch ein kleines Filter filtriert, das, nachdem noch mehrmals mit absolutem Alkohol gewaschen wurde, um die geringsten Spuren von Harnstoff, die event. daran hängen bleiben konnten, zu entfernen. Das alkoholische Filtrat wurde dann auf dem Wasserbade bei 67° eingedampft und im Exsikkator über Schwefelsäure getrocknet.

Der trockene Rückstand wurde nun mehrere Male mit Alkohol absolut aufgenommen und die Lösung filtriert, um den größten Teil der in der untersuchten Substanz enthaltenen anorganischen Salze zu entfernen. Diese Salze, vorwiegend Chloride, bieten beim Nachweis des Harnstoffes ein großes Hindernis, denn sie gehen, trotz wiederholten Behandelns des Trockenrückstandes mit absolutem Alkohol, immer noch in bedeutender Menge in die Lösung über. Dann hat man, besonders bei der Periviscerealflüssigkeit, schöne Kristalle von Magnesiumchlorid, die durch ihr Aussehen vielleicht manchen Forscher, der sich auf einen oberflächlichen Nachweis von Harnstoff beschränkte, irregeführt haben. Diesen Kristallen von Magnesium- und auch Natriumchlorid begegnet man nicht nur nach wiederholtem Behandeln mit absolutem Alkohol, sondern auch nach anderen Behandlungsweisen, welchen man die Gewebe und das Blut unterwerfen kann, um nach Harnstoff zu suchen, und nur schwer gelingt es, sich derselben zu entledigen. Hier möchte ich nur noch ein Beispiel anführen, wie das Vorhandensein dieser Salze bei der quantitativen Analyse des Harnstoffes mittelst des Millon'schen Reagens eine Quelle von Fehlern werden kann. Es ist ja allgemein bekannt, dass eine neutrale Lösung von Harnstoff, die auch Chloride enthält, mit diesem Reagens nur dann eine Fällung zu geben beginnt, wenn die Menge des zugesetzten Reagens diejenige Menge, die nötig wurde um alle vorhandenen Chloride in Quecksilberchlorid zu verwandeln, übertrifft. Es wird also in diesem Falle eine größere Quantität von Quecksilbernitrat verbraucht, als die vorhandene Menge von Harnstoff für sich allein beansprucht. Daher ist es erforderlich, an den gefundenen Werten eine Korrektion auszuführen oder zu versuchen, die Chloride aus der Flüssigkeit völlig zu entfernen, was entweder dadurch geschehen kann, dass man sie mit Silbernitrat fällt, oder dass man den Trockenrückstand mehrere Male mit absolutem Alkohol behandelt, wie es oben auseinandergesetzt wurde.

Der Trockenrückstand, erhalten durch Verdampfen des Alkohols,

wurde dann mit Wasser aufgenommen und mehrmals mit Chloroform geschüttelt, um die Lösung von Farbstoffen, Fetten, Lecithin, Cholesterin u. s. w. zu befreien. Nach der Dekantation des Chloroforms und Verjagen der Spuren desselben, die im Wasser sich lösten, durch vorsichtiges Erwärmen auf dem Wasserbade, wurde die wässerige Lösung filtriert und mit konzentrierter Lösung von Phosphorwolframsäure ein Niederschlag gefällt. Diese Säure erzeugt einen reichen Niederschlag in den aus Muskeln und Leber gewonnenen Lösungen, aber einen geringen, wenn es sich um Perivisceralflüssigkeit handelt. Man weiß ja, dass die Phosphorwolframsäure Peptone, Kreatinin, Hexonbasen präzipitiert und als ein gutes Mittel erscheinen kann, um diese Substanzen zu trennen und zu studieren, wie es neuerdings Henze in seinen Untersuchungen über das Gorgonin und die Jodgorgosäure tat[1]).

Nachdem der mit Phosphorwolframsäure erhaltene Niederschlag abfiltriert war, habe ich den Überschuss dieser Säure im Filtrate mit Barythydrat entfernt und nun der Überschuss an dieser Substanz seinerseits mit Kohlendioxyd in Form von Baryumkarbonat abgeschieden. Das jetzt erhaltene Filtrat wurde eingedampft, der Rückstand in Alkohol aufgenommen, nochmals filtriert, und der Alkohol wiederum verjagt. Ein Teil des gewonnenen Trockenrückstandes wurde dann in wenigen Kubikzentimetern Wasser gelöst und mit dieser Lösung wie auch mit einem anderen Teil des Trockenrückstandes einige qualitative Reaktionen ausgeführt.

Der kristallinische Trockenrückstand bietet dabei folgende Eigenschaften:

1. er verkohlt auf dem Platinblech und schmilzt bei 130°, allerdings nicht in Grenzen eines Grades;
2. er ist löslich in destilliertem Wasser und absolutem Alkohol und unlöslich in Äther;
3. er gibt die Lasseigne'sche Probe und erweist sich somit als stickstoffhaltig.

Die wässerige Lösung des Rückstandes gibt folgende Reaktionen:

1. mit Oxalsäure entsteht ein zahlreicher kristallinischer Niederschlag; bei mikroskopischer Untersuchung stimmen diese Kristalle in ihrem Aussehen völlig mit denjenigen des oxalsauren Harnstoffes überein;
2. mit Salpetersäure wird ein ebenfalls reicher kristallinischer Niederschlag präzipitiert;
3. auch das Millon'sche Reagens erzeugt einen bedeutenden weißen Niederschlag;
4. mit Natriumhypobromit behandelt, tritt Gasentwickelung auf.

1) Henze. Zur Chemie des Gorgonins. Zeitschr. f. physiolog. Chemie XXXVIII, S. 60.

Quantitative Bestimmung des Harnstoffes.

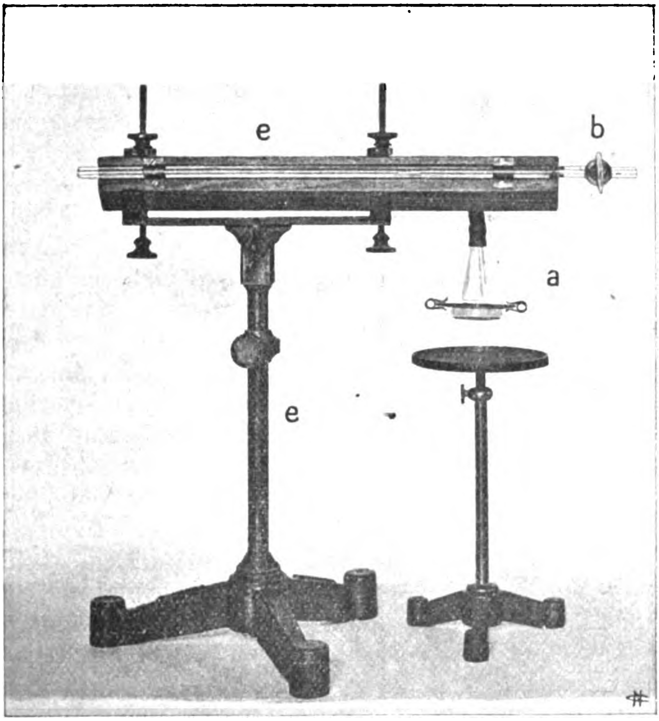
Nachdem festgestellt wurde, dass in den Körperflüssigkeiten und Geweben der von mir untersuchten marinen Wirbellosen eine Substanz vorkommt, die alle Eigenschaften des Harnstoffes hat und wie dieser die Fähigkeit besitzt, mit Natriumhypobromit Stickstoff zu entwickeln, schritt ich zur quantitativen Bestimmung derselben mit Hilfe einer Methode, deren Prinzip auf der letzterwähnten Eigenschaft des Harnstoffes beruht.

Da es sich darum handelte, kleine Stickstoffmengen zu messen, so wurde dazu das Ureometer gebraucht, das von Barcroft für die Untersuchung des Harnstoffes in 1 ccm Blut beim Menschen empfohlen wurde. Dieses Ureometer (das eine Modifikation des von demselben Autor angegebenen Apparates für die Analyse der Blutgase darstellt) wurde von mir etwas modifiziert und seine Empfindlichkeit erhöht, so dass man noch $^1/_{300}$ mg Harnstoff damit nachweisen könnte. Das von mir gebrauchte Ureometer ist in der beigefügten Figur abgebildet. Es besteht im wesentlichen aus folgenden Stücken: 1. einem Behälter, in welchem die zu untersuchende Lösung der Einwirkung des Natriumhypobromits unterworfen wird, 2. einem graduierten Glasrohr, das mittelst eines Gummischlauches mit dem vorerwähnten Behälter in Verbindung steht und das dazu bestimmt ist, die Ausdehnung des sich entwickelnden Gases zu messen, und 3. einem Stativ.

Der Behälter *a*, dessen ich mich bediente, ist derselbe, welchen Barcroft bei seinem Ureometer angegeben hat. Er besteht aus einem Schälchen mit glattem Rande von 5—6 ccm Inhalt und einem Deckel in Form eines Trichters, dessen Ränder mit denjenigen des Schälchens vollkommen zusammenschließen. Der Zusammenschluss wird dadurch erzeugt, dass man die Ränder der beiden Stücke mit Fett einschmiert; vier Klammern tragen zu sicherem Schluss bei. In das Schälchen wird die zu untersuchende Flüssigkeit hereingebracht, während das Natriumhypobromit sich in einem kleinen zylindrischen Gefäße von 1 ccm Kapazität befindet, das man auf den Boden des Schälchens stellt. Das graduierte Glasrohr ist geradlinig, sein Lumen ist in der ganzen Länge von gleichem Durchmesser, es ist in Millimeter eingeteilt. Im Lumen dieses Rohres kann sich ein kleiner Zeiger bewegen, der aus einem Tropfen Petroleum besteht. Von den zwei Enden des Rohres ist das eine frei, während das andere, wie aus der Figur ersichtlich ist, einen Hahn *b* besitzt. In der Nähe dieses Hahnes geht vom Glasrohr ein Schenkel ab, der von vorne nach hinten senkrecht zum Hauptrohr zieht und der in der Figur deswegen nicht zu sehen ist. Das Ende dieses Schenkelrohres, das wieder umbiegt und nun parallel zum Hauptrohr verläuft, wird mittelst eines Gummischlauches

mit dem Behälter *a* verbunden. Das ganze graduierte Rohr ist in ein Stück Holz eingerahmt, das seinerseits auf einem Metallstativ ruht, wie solche für Fixierung Liebig'scher Kühler gebraucht werden. Bei dieser Aufstellung kann der Apparat nach Belieben gehoben oder gesenkt werden und das Glasrohr nach rechts oder links schief gestellt, so dass der Petroleumtropfen sich darin bewegen und in die gewünschte Stellung gebracht werden kann.

Um die Bestimmung auszuführen, wird dieser Tropfen auf Null eingestellt (d. h. so, dass er mit dem ersten Teilstrich des Glasrohres zusammenfällt) und nun wird das Rohr in horizontaler Stellung



fixiert. Dann wird in das sorgfältig gereinigte und getrocknete Schälchen 1 oder 2 ccm der zu untersuchenden Flüssigkeit ergossen. Auf den Boden des Schälchens wird vorsichtig das Gefäß mit Natriumhypobromit (1 ccm ca.) gestellt, wobei man Acht geben muss, auch nur die geringste Menge desselben nicht ausfließen zu lassen. Jetzt wird der Hahn *b* des graduierten Rohres geöffnet, der Rand des Deckels mit Fett eingeschmiert und mit dem ebenfalls mit Fett bedeckten Rand des Schälchens vorsichtig in Kontakt gebracht; die komplette Adhäsion beider Stücke wird noch durch vier Klammern gesichert. Dann überlässt man den Apparat für eine kurze Zeit (1—2 Minuten) sich selber, damit die in dem Behälter enthaltene

Luft, die beim Anfassen desselben mit den Händen während der Fixierung des Deckels sich etwa erwärmen und ausdehnen konnte, wieder zur Temperatur der Umgebung zurückkehre. Nun wird der Hahn *b* geschlossen und der Behälter *a* vorsichtig geschüttelt, so dass das Reagens aus dem zylindrischen Gefäße am Boden des Schälchens ausfließt und mit der zu untersuchenden Flüssigkeit in demselben in Berührung kommt. Das Schütteln soll vorsichtig geschehen, wobei man Acht geben muss, das Schälchen mit dem Deckel selbst nicht mit den Händen in Berührung zu bringen, sondern am Gummischlauch anzufassen, um die Temperatur des im Behälter enthaltenen Gases konstant zu halten. Sobald die beiden Flüssigkeiten vermischt sind, entwickelt sich Stickstoff, der auf den Petroleumtropfen einen Druck ausübt und ihn zwingt, sich in dem Rohre in der Richtung vom Nullpunkt fort zu bewegen; aus der Größe des Abstandes von diesem Punkt kann auf die Menge des entwickelten Stickstoffes geschlossen werden.

Da mir bei meinen Versuchen kein genau kalibriertes und in Zehntel Kubikzentimeter eingeteiltes Rohr (in solchem Falle könnte man die Menge Harnstoff auf Grund des Volums des entwickelten Stickstoffes direkt in Milligrammen berechnen) zur Verfügung stand, so musste ich zur Kalibrierung des Ureometers schreiten, indem ich den Petroleumtropfenabstand beim Behandeln von Harnstofflösungen von 1, 2, 3 u. s. w. Milligramm Gehalt in einem Kubikzentimeter mit Natriumhypobromit bestimmte. Dieses Verfahren wurde von mir mehrmals und mit der größten Sorgfalt ausgeführt, wobei auch der Luftdruck und die Temperaturverhältnisse in Betracht gezogen wurden. Ohne hier auf weitere Einzelheiten einzugehen, möchte ich noch die Aufmerksamkeit des Lesers auf die Tatsache lenken, dass einem Milligramm Harnstoff ein Abstand von 150 mm vom Nullpunkt entsprach; wenn man in Betracht zieht, dass man noch ein $^1/_2$ mm Abstand leicht bemerken kann, so wird man begreifen, wie empfindlich der von mir bei diesen Untersuchungen gebrauchte Apparat war.

IV.

Ehe ich in der folgenden Tabelle die von mir mit der beschriebenen Methode erhaltenen Resultate mitteile, will ich noch kurz anführen, dass für diese Versuche Vertreter der Mollusken (*Aplysia punctata*, *A. limacina*, *A. fasciata*, *A. depilans*, *Sepia officinalis*, *Loligo vulgaris*), Crustaceen (*Palinurus vulgaris*, *Maja squinado*, *Portunus corrugatus*) und Echinodermen (*Echinus microtuberculatus*, *Arbacia pustulosa*, *Sphaerechinus granularis*, *Holothuria tubulosa*) gebraucht wurden. Von Organen und Körperflüssigkeiten dieser Tiere wurde bei den einen die Perivisceralflüssigkeit (*Mollusca*, *Echinodermata*), bei den anderen Blut oder Hämolymphe

V. Tabelle der erhaltenen Resultate.

Nummer der Experimente		Die auf Harnstoff untersuchte Tierspezies	Die auf Harnstoff untersuchten Körperflüssigkeiten, Gewebe u. Organe	Die Menge der untersuchten Substanz	Die darin gefundene Menge Harnstoff	Gehalt in 100 g Substanz in Milligramm ausgedrückt	Im Mittelwert
I	*Mollusca*	*Aplysia punctata*	Perivisceral-flüssigkeit	ccm 847	mg 13,0328	1,538	
II		„ „	„	„ 150	„ 2,1185	1,412	
III		„ „	„	„ 200	„ 3,5942	1,797	1,95
IV		„ „	„	„ 30	„ 0,6598	2,199	
V		„ *limacina*	„	„ 20	„ 0,5645	2,822	
VI		*Aplysia punctata, limacina* u. *depilans*	Leber	g 286	„ 31,7432	11,099	
VII		*Aplysia punctata*	„	„ 30	„ 4,7500	15,833	13,01
VIII		„ „	„	„ 50	„ 6,0580	12,116	
IX		*Sepia officinalis*	„	„ 45	„ 16,7616	37,248	
X		„ „	„	„ 45	„ 22,2852	49,522	42,09
XI		„ „	„	„ 50	„ 19,7619	39,523	
XII		*Loligo vulgaris*	Muskeln	„ 100	„ 4,1225	4,122	
XIII		„ „	„	„ 200	„ 5,4760	2,738	4,03
XIV		„ „	„	„ 25	„ 1,3109	5,243	
XV	*Crustacea*	*Palinurus vulgaris*	Blut	ccm 20	„ 1,6500	8,250	6,56
XVI		„ „	„	„ 20	„ 0,9756	4,878	
XVII		*Maja squinado*	Hämolymphe	„ 10	„ 0,5184	5,184	3,83
XVIII		„ „	„	„ 18	„ 0,4451	2,476	
XIX		*Portunus corrugatus*	Blut	„ 10	„ 0,3680	3,680	3,68
XX		*Palinurus vulgaris*	Leber	g 36	„ 8,7512	24,308	21,89
XXI		„ „	„	„ 20	„ 3,8955	19,477	
XXII		„ „	Muskeln	„ 137	„ 6,8333	4,987	
XXIII		„ „	„	„ 50	„ 3,5421	7,084	6,27
XXIV		„ „	„	„ 75	„ 5,0595	6,746	
XXV	*Echinodermata*	*Echinus microtuberculatus*	Perivisceral-flüssigkeit	ccm 400	„ 7,9289	1,982	2,24
XXVI		„	„	„ 600	„ 15,0909	2,515	
XXVII		*Arbacia pustulosa*	„	„ 180	„ 7,7058	4,281	3,69
XXVIII		„ „	„	„ 300	„ 9,4642	3,103	
XXIX		*Sphaerechinus granularis*	„	„ 500	„ 18,0625	3,612	3,29
XXX		„	„	„ 175	„ 5,7322	3,275	
XXXI		*Holothuria tubulosa*	„	„ 450	„ 3,5240	0,783	0,91
XXXII		„	„	„ 400	„ 4,2073	1,051	

(*Crustacea*), Leber (*Mollusca*, *Crustacea*) und Muskeln (*Crustacea*) untersucht.

Was die Perivisceralflüssigkeit anbelangt, so bemerke ich noch, dass sie von mehreren Exemplaren derselben Spezies gesammelt und dann die erhaltenen Mengen vereinigt wurden; dasselbe gilt auch für die Leber der *Aplysia* und einiger Crustaceen. Das Blut wurde bei diesen letzteren mit einer Pipette direkt dem bloßgelegten und noch rhythmisch pulsierenden Herzen entnommen.

Aus der Tabelle S. 489 sind die erhaltenen Resultate ersichtlich.

VI.

Auf die in der Tabelle vorgebrachten Daten und auf das früher Gesagte sich stützend, kann man zu folgenden Schlüssen gelangen:

1. Wenn man mit Sorgfalt nach derselben Methode, die zur Darstellung des Harnstoffes aus dem Blute und den Geweben der Wirbeltiere dient und die darauf beruht, alle anderen Substanzen, die die Fähigkeit besitzen, mit Natriumhypobromit Stickstoff zu entwickeln, zu eliminieren, das Blut, die Gewebe und Perivisceralflüssigkeit der marinen wirbellosen Tiere untersucht, so gelangt man schließlich immer zur Isolierung einer Substanz, die mit Natriumhypobromit Stickstoff zu entwickeln vermag.

2. Diese Substanz gibt alle charakteristischen Reaktionen des Harnstoffes, so dass wir sie, so lange das Gegenteil nicht nachgewiesen ist, als mit diesem identisch bezeichnen können.

3. Bei den untersuchten Mollusken und Crustaceen ist diese stickstoffhaltige Substanz in der Leber viel reicher enthalten als in den Muskeln, und in diesen wiederum reicher als in der Perivisceralflüssigkeit.

4. Dieses stickstoffhaltige Endprodukt des Stoffwechsels ist in der Leber von *Sepia* in dreifacher Menge enthalten als in demselben Organ von *Aplysia*, was vielleicht in der verschiedenen Ernährungsweise der beiden Tiere seine Erklärung findet: während *Sepia* sich hauptsächlich von erbeuteten Tieren nährt, dienen den Aplysien marine Algen als Hauptnahrung.

5. In den Muskeln von *Loligo* ist der Prozentgehalt an dieser Substanz relativ sehr gering. Diesem Umstande ist es vielleicht zuzuschreiben, dass Henze in den Muskeln von *Octopus* zu negativen Resultaten gekommen ist, wenn man allerdings annimmt, dass diese beiden zur Klasse der Cephalopoden gehörenden Mollusken auch in dieser Hinsicht sich in gleicher Weise verhalten.

6. Der Prozentgehalt des Harnstoffes in den Muskeln von *Palinurus* ist demjenigen im Blute annähernd gleich; dagegen ist der Gehalt der Hämolymphe von *Maja* und des Blutes von *Portunus* an derselben Substanz geringer als bei *Palinurus*.

7. Bei den Echinodermen ist der Prozentgehalt sehr gering;

unter diesen Tieren ist er bei Echiniden etwa dreimal größer als bei Holothurien.

Nachtrag. Nachdem die vorliegende Arbeit schon geschrieben war, begegnete ich in den Comptes rendus des séances de la Société de biologie Tome LXII, 1907, Nr. 6, 22 Février einer kleinen Abhandlung von M. J. Baylac über die „Composition chimique des liquides d'huîtres"; dieser Autor teilt mit, dass er bei der Analyse der zwischen den beiden Klappen der Austernschalen enthaltenen Flüssigkeit u. a. auch eine stickstoffhaltige harnstoffähnliche Substanz[1]) vorgefunden habe und zwar 0,16 g pro Liter in den Austern aus Cette und 0,11 g in solchen vom Ozean.

Die Frage der kernlosen Organismen und der Notwendigkeit des Kernes zum Bestehen des Zellenlebens.

Von Dr. Vladislav Ružička,
Privatdozent für allgemeine Biologie in Prag.

Die Frage, ob kernlose Organismen bestehen, wurde in früheren Zeiten in positivem Sinne beantwortet und zwar auch nach der Richtung hin, ob der Kern für das Leben der Zelle unumgänglich und dauernd notwendig ist. Bei vielen niedrig organisierten Lebewesen konnte nämlich bei intravitaler Beobachtung kein Kern konstatiert werden und dieser Umstand bestimmte Haeckel, dieselben im Gegensatze zu wahren Zellen als Cytoden zu bezeichnen.

Auch die Entwickelung der Cytologie nahm eine ähnliche Richtung, denn — obzwar in der bekannten Definition Max Schultze's auf die Gegenwart des Kernes in der Zelle Nachdruck gelegt wird — hat zu derselben Zeit Brücke, der die Zelle als elementaren Organismus hingestellt hat, direkt darauf hingewiesen, dass der Kern aus dem Begriffe der Zelle auszuschließen sei, da er nicht in jeder Zelle zugegen ist. Die auf den Resultaten der Fixierungs- und Färbungsmethoden beruhende Entfaltung der Zelltheorie führte jedoch zu einem Umschwunge in der Beurteilung dieser Verhältnisse, da es gelungen ist, bei Organismen, welche man vordem für kernlos gehalten hatte, den Kern nach Tötung, Konservation und Färbung nachzuweisen. Hierzu sind sodann auch die Resultate der experimentellen Forschungen über die Bedeutung des Kernes für das Zellenleben hinzugetreten, die vor allem von Nussbaum, Gruber, Verworn, Balbiani, Hofer in Angriff genommen worden sind. Durch diese Versuche wurde vor allem festgestellt, dass die des Kernes künstlich beraubte Zelle zwar imstande ist, einige Zeit am Leben zu bleiben,

---

1) Wörtlich: „Urée (ou matière azotée donnant de l'azote avec l'hypobromite de soude)."

jedoch das Vermögen der Regeneration verloren hat und schließlich dennoch abstirbt. Des weiteren wurde wahrscheinlich gemacht, dass zwischen dem Kerne und dem Cytoplasma ein Stoffwechsel besteht, ohne welchen keiner der erwähnten Zellbestandteile zu leben vermag. Dem Kerne wurde eine katalytische Wirkung zugeschrieben und zwar nach der Richtung hin, dass seine Gegenwart viele Assimilationsvorgänge im Cytoplasma beschleunigt, seine Abwesenheit aber dieselben unmöglich macht, während die Dissimilation im großen und ganzen unverändert bleibt. Aus alledem wurde der Schluss gezogen, dass die gleichzeitige Gegenwart von Kern und Körper für das Leben der Zelle unumgänglich notwendig ist.

Unter solchen Verhältnissen konnte freilich O. Hertwig[1]) bereits im Jahre 1893 die Ansicht kundgeben, dass es in der tierischen Welt keinen einzigen mit Sicherheit nachgewiesenen Fall von kernlosen Zellen gebe und das ultimum Refugium der Anhänger derselben nur noch erblicken in

1. der Existenz der roten Blutkörperchen der Säuger und in
2. dem Verhalten der Bakterien.

O. Hertwig zeigte jedoch damals, als auch in neuester Zeit[2]) die Neigung, die Säugererythrocyten als Elemente aufzufassen, welche weder einen Kern noch ein Protoplasma besitzen, keine Elementarorganismen, sondern umgeänderte und umgestaltete Zellen sind. Bezüglich der Bakterien wies er einesteils auf die Arbeit Bütschli's hin, der bestrebt war, bei ihnen einen Kern nachzuweisen, und auf die Übereinstimmung Zacharias' mit Bütschli's Schlussfolgerungen, andernteils aber war O. Hertwig der Meinung, dass die Anschauung, nach welcher die Bakterien durchaus oder zum größten Teile aus Kernsubstanz bestehen, zumindest ebensoviel, wenn nicht mehr für sich hat, wie diejenige, nach welcher sie ein Protoplasmaklümpchen darstellen.

Es ist klar, dass O. Hertwig in diesen beiden Fällen mit der Definition des Protoplasmas, das er ausschließlich in morphologischem Sinne als Cytoplasma auffasste, zu kämpfen hatte. Es erscheint mir jedoch entschieden zutreffender, den Begriff des Protoplasmas, den Fortschritten der Forschung entsprechend, auf die lebende Substanz überhaupt auszudehnen, wie dies Waldeyer vorgeschlagen hat; das Logische eines solchen Vorgehens geht aus den Erscheinungen des morphologischen Metabolismus hervor[3]). Zu einer analogen Auffassung bekannte sich auch Heidenhain bei

1) D. Zelle und d. Gewebe. Fischer. Jena 1893.

2) Allgem. Biologie. Fischer. Jena 1906.

3) Vladislav Ružička, Der morphologische Metabolismus des lebenden Protoplasmas. Arch. f. Entwickelungsmech. d. Organ. 21. 1906.

4) Protopl. u. die kontrakt. Fibrillärstruktur. Anat. Anz. 21. 1902.

Gelegenheit seiner Kontroverse mit Apáthy über das Verhältnis der Muskelfibrillen zum Begriffe des Protoplasmas.

Was weiterhin den Begriff „elementarer Organismus" betrifft, so stößt seine richtige Definition auf große Hindernisse. Außerdem ist es fraglich, ob sich diese Bezeichnung mit der Stellung der elementaren Bestandteile eines komplexen Organismus verträgt. Am Schlusse gelangt man jedoch wieder zu dem Resultate, dass jedes, aller Lebenskundgebungen selbständig fähiges Stückchen Protoplasma, als elementarer Organismus bezeichnet werden muss. Somit fällt der Begriff des letzteren mit dem Begriffe der lebenden Substanz zusammen, was übrigens bereits die Geschichte der sogen. Granulartheorie Altmann's klar gemacht hat.

Es steht sicherlich ebenso fest, dass die roten Blutkörper der Säuger lebendig sind, sowie dass die Bakterien ein Klümpchen Protoplasma bleiben, selbst wenn der Beweis geliefert werden sollte, dass sie ausschließlich aus Kernsubstanz bestehen.

Die Frage der biologischen Bedeutung der beiden letzterwähnten Objekte ist in letzter Zeit ihrer Lösung näher geführt worden.

Sucht man sich nämlich einen Begriff davon zu bilden, was eigentlich für den Kern charakteristisch sei, so findet man, dass weder seine äußeren noch seine inneren Strukturverhältnisse, weder seine Größe noch Anzahl etwas Charakteristisches bietet, sondern dass — nach der bislang gültigen Ansicht — sämtliche Kerne nur das eine Gemeinsame besitzen: nämlich die Zusammensetzung aus Substanzen von bestimmten chemischen Eigenschaften, welche unter der Bezeichnung Nuklein zusammengefasst werden. Es ist dies eine alte Erkenntnis, deren Formulierung wir Rich. Hertwig verdanken.

Soll also in einem speziellen Falle entschieden werden, ob es sich um einen kernlosen Organismus handelt oder nicht, so muss vor allem festgestellt werden, wie es um den Nukleingehalt des betreffenden Objektes bestellt ist.

Somit erscheint die Frage der kernlosen Organismen und Zellen auf chemischem und — glücklicherweise — auch mikrochemischem Wege einer Lösung fähig.

Die charakteristische Eigenschaft des Nukleins, durch welche sich derselbe von dem sonst nahen Plastin unterscheidet, bildet nämlich bekanntlich seine Widerstandsfähigkeit gegenüber der Einwirkung des künstlichen Magensaftes.

I.

Die Milzbrandbakterien, die ich zu dem obenerwähnten Zwecke einer systematischen Untersuchung unterworfen habe, bestehen aus einer Membran, welche das Protoplasma umschließt. In dem letzteren sind drei Bestandteile zu unterscheiden: ein Netz- (oder

Waben-)werk mit Körnchen an den Stellen, an welchen die Bälkchen (Wände) zusammenstoßen; eine die Maschen (Alveolen) ausfüllende Substanz; ein kugeliges Gebilde (Ektogranulum), das noch ein kleineres (Entogranulum) einschließt.

Bringt man Milzbrandbakterien in gut verdauenden künstlichen Magensaft und beobachtet den Einfluss des letzteren auf die Strukturen der Bakterien, so findet man, dass es selbst durch langdauernde (in meinen Versuchen mehr als 50 Tage währende) Einwirkung des Magensaftes nicht gelingt, ihre Verdauung zu bewirken.

Aus dem Umstande, dass man bei Bakterien, welche einer derartigen Verdauung unterworfen worden sind, sämtliche oben angeführten strukturellen Komponenten derselben wiederzufinden vermag, geht mit Klarheit hervor, dass die Milzbrandbakterien ausschließlich aus Kernsubstanzen bestehen[1]).

Ich habe gefunden, dass eine große Reihe von Bakterien sich ähnlich verhält wie der Milzbrandbazillus, so dass die Vermutung, dass die Bakterien überhaupt nur aus Nukleinsubstanzen bestehen, somit Cytoden im Sinne von Haeckel und zwar nackte Kerne sind, berechtigt erscheint.

Darauf haben freilich viele schon seit langem bekannte Umstände hingewiesen; so z. B. die mit den Zellkernen analoge, wenn auch quantitativ geringere Basophilie der Bakterien, so auch die Übereinstimmung bezüglich der physiologischen Einwirkung auf den Tierkörper. Durch Anwendung der Nukleine der Gewebszellen kann nämlich bei Tieren eine künstliche Leukocytose von demselben Charakter, wie die durch Einwirkung von Bakterienextrakten oder von Bakterien selbst zuwege gebrachte, hervorgerufen werden[2]). Schließlich erscheint auch die fermentative Wirkung der Bakterien insoferne verständlicher, als man ja viele Fermente kennt, die Nukleoproteide sind.

Zu einer mit der meinen analogen Ansicht ist bezüglich der Cyanophyceaen und Beggiatoen Mac Allum[3]) gelangt. Von diesen Organismen hat vor kurzem Massart[4]) behauptet, dass sie kernlos sind. Auch ich fand in ihnen nur färbbare Körnchen vor.

Mac Allum untersuchte außer dem Verhalten dem künstlichen Magensafte gegenüber auch, ob sie organisch gebundenes Eisen, das nach diesem Autor einen integrierenden Bestandteil des Nukleins bildet, und Phosphor in organischer Verbindung enthalten — alles

1) Vladislav Ruzička, Weitere Unters. über den Bau und die allgemein biologische Natur der Bakterien. Arch. f. Hygiene. 51. 1904.

2) Vladislav Ružička. Exper. Beitr. z. Kenntnis d. Leukocytose. Wiener allgem. med. Ztg. 1893.

3) On the Cytology of non-nucleated Organisms. Univ. of Toronto-Studies. 1900.

4) Sur le protoplasme des schizophytes. Recueil de l'instit. bot. d'Errera. Bruxelles 1902.

auf mikrochemischem Wege. Als Resultat ergab sich, dass der Körper der Cyanophyceaen eine relativ große Menge von Nukleinsubstanz enthält, die im Plasma diffus verteilt ist und zwar so, dass die inneren Partien mehr Nuklein enthalten als die äußeren. Bei den Beggiatoen sind die organischen Fe- und P-Verbindungen vollkommen gleichmäßig im Körper verteilt. Die hie und da zutage tretenden Körnchen bestehen nach Mac Allum's Ansicht wohl aus Nuklein.

An diesen Ergebnissen haben selbst die neuesten Forschungen (Bütschli, Kohl, A. Fischer) nichts abzuändern vermocht.

Auch bei anderen Autoren findet man Hinweise, die als Übereinstimmung mit meiner Ansicht von der Zusammensetzung der Bakterien aufgefasst werden müssen. So haben Dietrich und Liebermeister[1]) im Körper des Milzbrandbazillus Körnchen entdeckt, welche sich bei Luftzutritt in einem Gemische von α-Naphthol und Dimethylparaphenylendiamin färben. Die Autoren untersuchten dieselben mikrochemisch und fanden, dass künstlicher Magensaft sie nicht verändert. Doch sind sie nicht der Meinung, dass es sich um Fettröpfchen handelt, wie Grimme sich aussprach; die Körnchen nehmen nämlich den Fettfarbstoff Sudan III. auch dann auf, wenn sie mit Äther und Alkohol oder Chloroform extrahiert worden sind. Doch halten sie dieselben trotzdem für Reservestoffe, „wenn auch nicht von der gewöhnlichen Art“. Dass es sich um Nukleine handle, glauben sie nicht, da sie die Veränderlichkeit der Körnchen in Lösungen verdünnter Alkalien, Essigsäure und Monokaliumphosphat festgestellt haben. Sie geben aber zu, dass die Substanz der Körnchen mit dem Nuklein verwandt sei.

Den scheinbaren Gegensatz in den Angaben dieser Autoren konnte ich erklären, indem ich durch mikrochemische Reaktionen gezeigt habe, dass die Substanz jener Körnchen zwar der Kernsubstanz, aber der achromatischen — dem Linin — entspreche[2]).

Der Ansicht, dass die im Inhalte der Bakterien zur Beobachtung gelangenden Körnchen, Reservestoffe sind, begegnen wir auch bei Meyer[3]). Seinen Ausführungen gemäß gehört das Volutin (so bezeichnet er die Substanz jener Körnchen) möglicherweise zu den Eiweißstoffen und enthält eine bedeutende Menge von Verbindungen der Nukleinsäure. Trotzdem glaubt er sie als Reservestoffe deuten zu müssen, wobei er sich auf Beobachtungen stützt, nach welchen die Körnchen in keimenden Bakterien gewöhnlich gleichzeitig mit typischen Reservestoffen (Glykogen, Fett) auftreten, in der Zeit vor

1) Sauerstoffübertragende Körnchen im Milzbrandbazillus. C. f. Bakt. 32. I. Orig. 1902.

2) Arch. f. Entwickelungsmech. l. c. 1906.

3) Orient. Vers. über Verbreitung, Morphologie und Chemie des Volutins. Bot. Ztg. 62, 1904.

der Sporenbildung am zahlreichsten vorhanden sind und bei derselben ebenso wie das Glykogen und Fett verbraucht werden.

Von den Darlegungen Meyer's erscheint mir die Tatsache. dass die fraglichen Körnchen eine bedeutende Menge Nuklein enthalten, weit wertvoller, als die Deutung derselben als Reservestoffe. Denn an dieser Deutung kann so manches ausgesetzt werden.

Vor allem scheint derselben die für das Nuklein charakteristische relative Stabilität des Moleküls zu widersprechen. Demgemäß erleidet nach Nemser[1]) das Nuklein der Zellen von einer protrahierten Hungerung ausgesetzten Tieren keine Verminderung.

Was weiterhin die Gegenwart der Nukleinkörnchen in keimenden Stäbchen, ihre Anhäufung zur Zeit der Sporulation und ihren Verbrauch bei der Ausbildung der Spore betrifft, so können diese Tatsachen in Übereinstimmung mit meinen Angaben über die chemischen Verhältnisse der Bakterien erklärt werden; ich konnte nämlich im Einklange mit Schaudinn's Untersuchungen am Bakterium Bütschli zeigen, dass die Körnchen wirkliche Differenzierungen der lebenden Substanz sind und durch ihre morphologischen und chemischen Umwandlungen zur Entstehung der Spore beitragen[2]).

Somit ist wohl der Schluss gestattet, dass meine Ansicht über die chemische Zusammensetzung und somit auch über die cytologische Natur der Bakterien dem wirklichen Tatbestande entspricht.

Die prinzipielle Übereinstimmung der zitierten Befunde Mac Allum's, Dietrich's und Liebermeister's und Meyer's mit meinen eigenen ist für diese fundamentale Frage der Cytologie gewiss um so interessanter und wichtiger, je klarer sie auf die Existenz von Organismen hinweist, die keine Differenzierung in Kern und Körper erkennen lassen. (Schluss folgt.)

1) Sur la manière de se comporter des nucleines dans l'inanition des cellules. Arch. de sc. biol. Petersb.

2) Arch. f. Entwickelungsmech. l. c. 1906.

XVI. Internationaler Medizinischer Kongress 1909 in Budapest.

Der XV. internationale medizinische Kongress in Lissabon hat Budapest. die Haupt- und Residenzstadt von Ungarn, zum Orte der nächsten Zusammenkunft gewählt. Die Vorarbeiten des Kongresses sind im Gange. Die Zahl der Sektionen ist 21, da jedes Spezialfach eine eigene Sektion erhalten hat. Der Tag der Eröffnung ist auf den 29. August 1909 festgesetzt; die Sitzungen werden bis 4. September dauern. Das erste Zirkular, das alles Wissenswerte sowie die Statuten des Kongresses enthält, wird bereits im Laufe des Jahres 1907 versendet. Bis dahin gibt der Generalsekretär des Kongresses: ***XVI. Internationaler Medizinischer Kongress, Budapest (Ungarn), VIII, Esterházygasse 7,*** *den Interessenten bereitwilligst Auskunft.*

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der kgl. bayer. Hof- u. Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

// Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig
Professor der Botanik Professor der Zoologie
in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal
Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

XXVII. Bd. 1. August 1907. № 16.

Die Frage der kernlosen Organismen und der Notwendigkeit des Kernes zum Bestehen des Zellenlebens.

Von Dr. Vladislav Ružička,
Privatdozent für allgemeine Biologie in Prag.

(Schluss.)

II.

Ich muss bekennen, dass die positiven Resultate meiner Studien über den Bau der Bakterien, welche der künstlichen Magensaftverdauung unterworfen worden waren, in nicht geringem Maße meine Entscheidung beeinflusst haben, auch die Frage des Kernes und der eigentlichen Natur der Säugererythrocyten in den Kreis meiner Untersuchungen zu ziehen. Je intensiver ich mich nämlich mit dem Studium dieser Elemente befasste, desto klarer traten vor meine Augen Merkmale, welche sie — mit Rücksicht auf das Prinzip der Zusammensetzung — mit den Bakterien in Analogie setzen[1]).

Bringt man nämlich das Blut junger Meerschweinchenembryonen in gut verdauenden künstlichen Magensaft, so findet man, dass das

1) Vladislav Ružička, Cytolog. Unters. über die roten Blutkörperchen. Arch. f. mikr. Anat. 67, 1905.

Cytoplasma der kernhaltigen Erythroblasten in relativ kurzer Zeit der Verdauung unterliegt und nur deren geschrumpfte Kerne zurückbleiben. Stellt man jedoch den gleichen Versuch mit dem Blute eines erwachsenen Meerschweinchens an, so macht man die Erfahrung, dass die erwachsenen roten Blutkörperchen der Magensaftverdauung nicht unterliegen, sondern ihr im Gegenteile selbst sehr lange Zeit widerstehen. Ich habe sie 2 Jahre lang im Magensafte gehalten, ohne eine Veränderung an ihnen wahrzunehmen. Der Magensaft, in welchem die Blutkörperchen aufbewahrt waren, verdaute nach Ablauf dieser Zeit gekochtes Eiweiß in 72 Stunden. Ich übertrug die Blutkörperchen in frischen Magensaft, der 1 ccm geronnenes Eiweiß in 24 Stunden auflöste und halte sie seitdem in demselben. Sie besitzen bis jetzt dasselbe Aussehen wie vor 2 Jahren.

Aus diesem Versuche geht hervor, dass die Stromata der roten Blutkörperchen des erwachsenen Meerschweinchens aus einer Substanz bestehen, deren Widerstandsfähigkeit gegenüber der Einwirkung des künstlichen Magensaftes derjenigen des Nukleins gleicht.

Durch eingehendere Untersuchungen auf Grund der von Frank Schwarz angegebenen Reaktionen habe ich gefunden, dass die Substanz der Erythrocytenstromata des Meerschweinchens unter den Begriff des Linins, d. h. derjenigen Kernsubstanz subsumiert werden kann, welche als die Grundsubstanz des Chromatins gilt.

Welcher Schluss ergibt sich somit aus meinen Versuchen mit den Blutkörperchen?

Ganz zweifellos ergibt sich aus denselben, dass die roten Blutkörperchen des erwachsenen Meerschweinchens, also Elemente, die keinen Kern besitzen, aus einer Substanz bestehen, welche sich dem Begriffe des Nukleins nicht entzieht.

III.

Auf Grund der angeführten Arbeiten kann die Frage des kernlosen Protoplasmas gewiss als im positiven Sinne entschieden betrachtet werden.

Auf einen Umstand jedoch möchte ich noch die Aufmerksamkeit lenken wollen.

Aus dem von mir über die Bakterien, Cyanophyceaen und reife Säugererythrocyten Angeführten geht hervor, dass diese Elemente nur soweit als kernlos gelten können, als sie von keinem Cytoplasma umgeben sind. Denn sie selbst bestehen ausschließlich und allein aus Kernsubstanzen.

Ob dieser Umstand als für das kernlose Protoplasma einzig gültige Regel anzusehen ist, war bis jetzt nicht mit Sicherheit bekannt.

Zwar hat freilich Vejdovský[1]) über amoebenartige kernlose Organismen berichtet, die, nachdem sie sich einige Zeit von der Substanz der Eier des Wurmes *Enchytraeus humicultur* genährt haben, schließlich untergehen und dann selbst von dem Ei verdaut werden. Zur Beobachtung gelangten diese Organismen freilich nur an fixierten Präparaten. Für unsere Darlegungen sind sie deshalb von Interesse, weil sie, wie der Autor, der sie als Cytoiden bezeichnet, angibt, nur aus Cytoplasma bestehen, welches in ähnlicher Weise angeordnet erscheint, wie bei den Amoeben. Die fraglichen Elemente fanden sich im ganzen Körper der erwähnten Würmer, in größter Menge jedoch in den Ovarien vor. Deshalb verglich sie Vejdovský mit den „Lymphocyten" [2]) der Wirbeltiere. Ursprünglich sollen sie, seiner Beobachtung nach, echte, gekernte Amoebocyten sein, doch hat er keinen absolut überzeugenden Beweis dafür gegeben. Vejdovský schließt nämlich aus dem Umstande, dass der Kern dieser Elemente manchmal dicht an der Oberfläche der Zelle anliegt, dass er aus der Zelle austrete. Doch könnte aus dem Umstande, dass derselbe nach der Angabe von Vejdovský seines Chromatins verlustig wird, auch geschlossen werden, dass der Kern morpholytisch in der Zelle selbst untergeht. Doch sei dem wie ihm wolle, den Schluss scheinen die Beobachtungen Vejdovsky's zuzulassen, dass nämlich das Protoplasma selbständig zu leben, sich zu ernähren und zu fungieren vermag, auch wenn es nicht in jene zwei Komponenten: den Kern und den Körper differenziert ist, deren gleichzeitige Gegenwart nach der herrschenden Theorie zur Erhaltung des Lebens unumgänglich notwendig ist.

Im übrigen ist die obige Beobachtung von Vejdovský weder die erste, noch auch die einzige in den letzten Jahren, welche sich auf selbständig lebendes, kernloses Cytoplasma bezog.

Bereits mehrere Jahre vor Vejdovský hat Frenzel[3]) auf eine ähnliche Erscheinung aufmerksam gemacht. In diesem Falle handelt es sich um einen von Frenzel als *Modderula Hartwigi* bezeichneten Schlammorganismus, der von Lauterborn[4]) mit dem *Achromatium oxuliferum* Schewjakoff[5]) identifiziert worden ist. Derselbe ist von ovaler Gestalt, mit einer Membran versehen, $30 \times 50\ \mu$ groß, ohne amoeboide Ausläufer beweglich und kernlos. Nach Schewjakoff besitzt er alveoläre Struktur mit einer Kortikalschicht und einem sogen. Zentralkörper. Über die systematische

1) O zvl. případu fagocytosy. Věstník král. česk. spol. nauk. 1904.
2) Soll wohl „Leukocyten" oder „Wanderzellen" heißen.
3) Neue oder wenig bekannte Süßwasserprotisten. Biol. Centralbl. 17, 1897.
4) Über *Modderula Hartwigi*. Biol. Centralbl. 1898.
5) Über einen neuen bakterienähnlichen Organismus. Nat.-hist. mediz. Ver. Heidelberg 1893.

Stellung dieses Organismus ist noch nicht definitiv entschieden worden. Einzelne Merkmale weisen auf eine nahe Verwandtschaft zu den Bacteriaceaen hin, andere trennen ihn von denselben und auch Lauterborn hat seine separierte Stellung anerkannt.

Frenzel beobachtete ihn intra vitam, Schewjakoff studierte ihn mit Hilfe der modernen Forschungsmethoden und zeigte, dass auch dieser Organismus in seiner Zusammensetzung von derjenigen abweicht, welche die Mehrzahl der Biologen als für das Leben bedingungslos notwendig ansieht.

In den beiden letztangeführten Fällen: von Vejdovský und Frenzel ist freilich der chemische Beweis von der Qualität des beobachteten Protoplasmas nicht geführt worden; es muss daher im Auge behalten werden, dass wir einen bewiesenen Fall von selbständig lebendem, dauernd kernlosen Cytoplasma bisher nicht kennen. Im Gegenteile haben wir an den Säugererythrocyten gesehen, dass sie bei der Reifung aus einem Stadium, in welchem ihre Differenzierung in das Cyto- und Karyoplasma zweifellos ist, durch den Verlust des Kernes in ein anderes übergehen, in welchem sie durch ein Lininnetz- oder -wabenwerk repräsentiert erscheinen; aus kompletten Zellen sind somit Elemente entstanden, welche aus einer bestimmten Art der Kernsubstanz bestehen.

Wenn also diejenigen Fälle, in welchen es sich um Elemente handelt, welche die für die Zelle typische Differenzierung nicht zu erkennen geben, eigentlich kein Beispiel von Kernmangel, sondern eher von Cytoplasmamangel bieten, so können andererseits Fälle vorgeführt werden, welche klar demonstrieren, dass die zeitweilige Abwesenheit des Kernes die Erhaltung des Lebens nicht beeinträchtigt.

Hierher sind zu rechnen die bekannten Beobachtungen von Stricker[1]) an Leukocyten, welche als erste Konstatierung von Tatsachen dieser Art anerkannt werden müssen. Dieselben wurden von mir[2]) bestätigt, wobei ich durch Versuche dartun konnte, dass es sich bei dem Verschwinden der Kerne um einen tatsächlichen Untergang derselben handelt.

Von Bedeutung sind auch die Mitteilungen Lillie's[3]) über die Entwickelung der Eier des Wurmes *Chaetopterus pergamentaceus*, welche einige Zeit in KCl-Seewasser geweilt haben. Diese Eier entwickeln sich, ohne dass es zu irgendeiner Zellteilung kommen würde. Statt eines Kernes findet man in denselben bloß einen Kernbezirk, der zumeist gänzlich homogen, strukturlos ist und jeg-

1) Über die Entstehung des Kernes. Wiener akad. Sitzungsber. 1877.

2) Untersuchungen über die ungefärbten Zellen des Blutes. Allgem. Wiener med. Ztg. 1894.

3) Differentiation without Cleavage in the Egg of the Annelid *Chaetopterus pergament.* Arch. f. Entwickelungsmech. 14, 1902.

licher schärferen Begrenzung nach außen entbehrt. Diese Kernarea teilt sich nicht, sondern wird von dem sich zerschnürenden Cytoplasma entzwei getrennt. Lillie schließt aus seinen Beobachtungen, dass die Differenzierung des Keimes mit der Kern- und Zellteilung nichts zu tun habe; für uns ergibt sich aus denselben eine Bestätigung der Ansicht, dass ein geformter Kern zur Erhaltung des Lebens nicht unumgänglich notwendig ist.

Dem Vorausgeschickten konnte ich die Beobachtung einer Amoebe hinzufügen[1]), bei welcher der Kern nach Differenzierung in zwei Schleifen untergegangen ist, worauf ein neuer, in ruhendem Zustande befindlicher, auftrat. Diese Beobachtung ist deshalb von Wichtigkeit, weil der beschriebene Vorgang mit Hilfe meiner vitallethalen Färbungsmethode[2]) verfolgt werden konnte, welche einen sicheren Schluss über Leben oder Tod des beobachteten Objektes gestattet, und weil zufällig gleichzeitige Kernfärbung eintrat, wodurch der ganze Prozess an Auffälligkeit und Klarheit gewann.

In der Zeit nach dem Untergange der Kernschleifen und vor dem Auftreten des neuen ruhenden Kernes befand sich im Cytoplasma der Amoebe ein mit Neutralrot diffus gefärbter, strukturloser und ohne scharfe Begrenzung gegen die Peripherie der Amoebe verschwimmender Bezirk, der lebhaft an Lillie's „nuclear area“ erinnerte.

Ziehen wir nunmehr in Betracht, dass — wie von einer Reihe von Autoren festgestellt worden ist — unsere Fixierungsmittel, die nach den landläufigen Begriffen die Kernstruktur gut konservieren, die Gerinnung gewisser Protoplasmasubstanzen verursachen, so gelangen wir zur Erklärung des Zusammenhanges der eben zitierten Beobachtung mit gewissen an den Protozoen gemachten Befunden.

Im Laufe der letzten Jahre hat es sich nämlich besonders durch die Bemühungen der Schule R. Hertwig's gezeigt, dass die Kerne vieler Protozoen im Laufe ihres Entwickelungszyklus in sogen. Chromidien zerfallen, d. h. in Körnchen, welche dieselbe Tingibilität zeigen, wie die Kerne. Aus denselben vermögen sich neue geformte Kerne zu bilden. Einzelne Autoren, speziell R. Hertwig und Schaudinn führte dieser Umstand zu dem Ausspruche, dass die Protozoen in einem bestimmten Zeitpunkte ihrer Entwickelung kernlose Organismen repräsentieren und besonders Schaudinn gründete auf diesen Umstand hin die Lehre, dass wir für den Kern keine anderen Kriterien besitzen, als morphologische, dass wir somit ein Gebilde nur dann als Kern anzusprechen vermögen, wenn dasselbe die typische Kernstruktur zur Schau trägt.

Meiner Meinung nach liegt hier ein Missverständnis vor. Es

1) Arch. f. Entwickelungsmech. § 5, l. c., 1906.
2) Zur Theorie der vitalen Färbung. Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie. 22. 1905.

müsste nämlich bewiesen sein, dass **alle geformten**, d. h. mit typischer Struktur begabten Kerne die gleiche chemische, den Kernsubstanzen entsprechende Zusammensetzung aufweisen, wenn der Lehrsatz Schaudinn's Geltung behalten sollte. Dies wurde ja auch bis jetzt allgemein angenommen.

Ich kann an dieser Stelle nur andeuten, dass nach meinen, im Institute R. Hertwig's unternommenen, und einer baldigen Veröffentlichung entgegensehenden Untersuchungen dieser Gedanke, wiewohl er bisher der allgemein herrschende war, sich als mehr wie zweifelhaft erwiesen hat.

Meinen Versuchen gemäß kann es sich als zweifelhaft herausstellen, ob man das Recht besitzt, gewisse selbst wie typische Kerne strukturierte, und auch tinktoriell unzweifelhaften Kernen gleichgeartete Gebilde noch als wirkliche Kerne zu bezeichnen, da ihnen dasjenige abgeht, was man bisher als fundamentale Eigenschaft der Kerne ansehen musste — nämlich die Zusammensetzung aus Nuklein.

Wir besitzen freilich durchaus kein Recht, die Überzeugung fallen zu lassen, dass das Hauptkriterium des Kernes in seiner chemischen Zusammensetzung zu suchen ist, so lange uns die Makrochemie nicht von dem Gegenteile belehren wird.

Wenn also ein Protozoon, sagen wir z. B. das *Actinosphaerium Eichhorni*, in einem gewissen Stadium seiner Entwickelung keinen geformten Kern mehr besitzt, sondern nur einen Haufen von „Chromatin“körnchen, so kann a priori nicht behauptet werden, dass das *Actinosphaerium* in demselben Augenblicke kernlos sei, sondern man muss stets die Möglichkeit im Auge behalten, dass jene, den Kernsubstanzen gleichenden Körner ein Äquivalent des Kernes darstellen.

Man muss jedoch weiterhin die folgenden Umstände in Betracht ziehen.

Jene Körnchen wurden an fixierten und gefärbten Präparaten beobachtet.

Dagegen muss man sich der Tatsache erinnern, dass ich z. B. in der zitierten Beobachtung des Unterganges des Kernes in einer lebenden Amoebe keine Auflösung des Kernes in Körnchen, sondern eine solche in eine diffuse Area konstatiert habe.

Diese zwei Beobachtungen ergeben eine Differenz zwischen dem lebenden und dem fixierten Objekte, welche jedoch auf Grund der heutigen Kenntnisse nicht unerklärlich ist.

Man könnte allenfalls auf den Gedanken verfallen, dass die Substanz des der Auflösung verfallenen Kernes durch die Wirkung der Fixierungsflüssigkeiten zu jenen Körnchen niedergeschlagen worden ist. Hierdurch würde man eine Einigung dieses nach der Fixation zustande gekommenen Bildes mit demjenigen der

strukturlosen intra vitam zu beobachtenden Kernarea erzielen und sich, da das letztere dem Vorgange einer Auflösung gewiss besser entspricht als jenes, der Erklärung der fraglichen Erscheinung nähern.

Der Beweis jedoch, dass die sich auflösende Kernsubstanz, welche nach der Fixation von einem Körnchenhaufen repräsentiert wird, ein Äquivalent des geformten Kernes darstellt, könnte nur durch eine chemische Untersuchung auf Grund der bekannten Resistenz der Kernsubstanzen gegenüber der künstlichen Verdauung geliefert werden.

Ich habe ähnliche Versuche unternommen und bin in der Lage, als ein neues Beispiel der von mir als morphochemische[1]) bezeichneten Vorgänge und als weiteren Beitrag zur Kenntnis des morphologischen Metabolismus des Protoplasmas[2]) die Mitteilung zu machen, dass bei gewissen Objekten gleichzeitig mit der Umwandlung des geformten Kernes in einen Haufen von „Chromatin“körnchen auch die für das Nuklein charakteristische und typische Resitenz dieser Körner[2]) gegenüber der künstlichen Magensaftverdauung erlischt.

Der ganze Organismus verhält sich in diesem Augenblicke wie nacktes Cytoplasma, er unterliegt der Magensaftverdauung, enthält somit keinen unseren Begriffen entsprechenden Kern, ist tatsächlich kernlos.

Somit bestätigt sich die oben zitierte Ansicht R. Hertwig's von der Kernlosigkeit derartig gebauter Protozoen.

IV.

Es ist selbstverständlich, dass diese Fälle von zeitweiliger Abwesenheit des Kernes in keinen Gegensatz zu den Resultaten der Merotomie der Protozoen und Eier gesetzt werden können. Es wäre ein gänzlich verfehltes Vorgehen, wenn man diese beiden so verschiedenen Erscheinungen direkt vergleichen wollte. Sind ja doch die Bedingungen, unter welchen das Cytoplasma der künstlich entkernten Organismen lebt, offenbar gänzlich verschieden von denjenigen der Zellen, deren Kern zeitweilig entschwunden ist. Außerdem wurden die Versuche über Merotomie zum größten Teile an selbständig lebenden Organismen angestellt, die — wenn auch einzellig — doch nur wirkliche Organismen sind, bei welchen der gegenseitige Zusammenhang der einzelnen strukturellen und funktionellen Komponenten vielleicht einen ganz abweichenden Charakter besitzt, als bei den „Elementarorganismen“, als welche die Metazoenzellen proklamiert wurden, z. B. viel enger sich gestaltet,

1) Arch. f. Entwickelungsmech. l. c. 1906.

2) Eine genauere Darstellung der hier nur knapp besprochenen Vorgänge werde ich an einem anderen Orte geben.

so dass die Selbständigkeit der Komponenten beschränkter ist. Und doch kann auch bei den Metazoenzellen der Kern zeitweilig verschwinden (Leukocyten).

Frägt man jedoch, wonach bei merotomierten einzelligen Organismen die Frage, ob Kern und Körper für sich allein selbständig zu leben imstande sind, zu beurteilen wäre, so kommt man bezüglich der Antwort in eine nicht geringe Verlegenheit.

In dieser Frage können nur Kriterien von allerallgemeinstem Charakter zugelassen werden.

So ist z. B. der Umstand, ob die kernlosen Cytoplasmastücke den Kern, oder ob die isolierten Kerne das Cytoplasma zu regenerieren vermögen, mit nichten entscheidend, da uns ja lebendes Protoplasma bekannt ist, das gleichfalls außerstande ist, sich mit einem Zellkörper zu umgeben, nachdem es des Kerns verlustig geworden ist (die roten Säugerblutkörper). Gleicherweise ist auch der Umstand irrelevant, ob die Produkte der Merotomie einer Vermehrung fähig sind. Es wurde zwar durch die Brüder Hertwig, durch Boveri, Delage, Godlewski u. a. festgestellt, dass kernlose Stücke von Echinodermeneiern der Befruchtung und Weiterentwickelung fähig sind. Andererseits kennen wir aber sehr wichtige Zellen, welche normalerweise einer Reproduktion überhaupt unfähig sind (Nervenzellen). Auch auf die Behauptung, dass bei den Produkten der Merotomie die Assimilation eine Herabsetzung erfährt, kann keine Rücksicht genommen werden. Nicht nur, dass nämlich von Klebs[1]) festgestellt worden ist, dass kernlose Algenstücke im Finsteren Stärke assimiliert haben, gerade so wie kernhaltige Algen, und dass sie am Licht die Stärke auch neu gebildet haben, wenn sie nur etwas Chlorophyll enthielten; nicht nur dass diese Resultate von Gerassimov[2]) an *Spirogyra* bestätigt worden sind; dass weiterhin nach Pally kernlose Protoplasmastücke der Wurzeln und Pollenschläuche der Phanerogamen eine Membran auszubilden vermögen — wir können auch auf Fälle hinweisen, in welchen die Assimilations- und Dissimilationsvorgänge fast gänzlich unterdrückt erscheinen (das latente Leben ausgetrockneter Rotatoren, Samenkörner).

So sehen wir, dass sich die ganze Frage dahin zuspitzt, wie lange sich die Produkte der Merotomie am Leben zu erhalten vermögen.

Bezüglich dieser Zeit ist aber von Klebs konstatiert worden, dass kernlose Stücke von *Zygnema* oder *Spirogyra* bis 6 Wochen am Leben geblieben sind; Verworn lebten die kernlosen Stücke

1) Über den Einfluss des Kernes in der Zelle. Biol. Centralbl. 1887.

2) Bemerkungen über die Funktion des Zellkernes. Bull. de la soc. imp. des natur. de Moscou 1890.

10—13 Tage, von *Polystomella* bis 3 Wochen; Hofer's Amoeben 10—12 Tage; Balbiani's Ciliaten 7—8 Tage; von Interesse ist die Angabe Verworn's[1]), dass die Fragmente im allgemeinen um so länger sich am Leben hielten, je größer sie waren.

Die angeführten Zeiten sind natürlich relativ, im Verhältnisse zur Lebensdauer der kernhaltigen Stücke, zu nehmen.

Kann jedoch aus dieser, sonst ziemlich langen Zeitdauer, etwas auf die Abschwächung der Lebenskraft der kernlosen Stücke geschlossen werden?

Die Tatsache, dass sie am Leben bleiben, beleuchtet scharf den Umstand, dass die Abwesenheit des Kernes ohne Störung der fundamentalen Lebensprozesse selbst einige Wochen lang ertragen werden kann; zweifellos geht hieraus hervor, dass die Zusammenwirkung von Kern und Cytoplasma zur Erhaltung des Lebens nicht unumgänglich notwendig ist.

Auch von diesem Standpunkte aus wurde also die Existenz von kernlosen Organismen nicht aus dem Bereiche der Möglichkeit gerückt, sondern im Gegenteile dem Verständnis näher gebracht.

Die Gröfsenvariation von Idothea tricuspidata.

Von Dr. Witold Gadzikiewicz.
(Biolog. Station, Sebastopol.)

Die in den Buchten bei Sebastopol gesammelten Exemplare von *Idothea tricuspidata* fallen auch bei oberflächlicher Untersuchung durch die Verschiedenheit ihrer Größe, besonders ihrer Länge auf, auch wenn man die Untersuchung auf geschlechtsreife ausgewachsene Tiere beschränkt. Die Größenunterschiede zwischen Tieren gleichen Alters machen sich schon frühzeitig bemerkbar. Wenn man gleichalterige frisch ausgeschlüpfte Tiere in demselben Aquarium unter völlig gleichen Bedingungen kultiviert, überzeugt man sich schon nach Verlauf von 3—4 Wochen, dass der eine Teil der Individuen beinahe einhalbmal größer ist als der andere. Erstere sind die Männchen, letztere die Weibchen; die Weibchen erreichen selten eine Länge von 17 mm, während die Männchen bis zu 25 mm und darüber heranwachsen.

Die sexuelle Differenz gibt sich auch in der verschiedenen Körperform zu erkennen, wie beifolgende Zeichnungen (S. 506) erkennen lassen:

Und zwar sind die Brustsegmente des Weibchens erheblich breiter als die Abdominalsegmente, während beim Männchen keine großen Unterschiede in der Breite der einzelnen Segmente vorhanden sind.

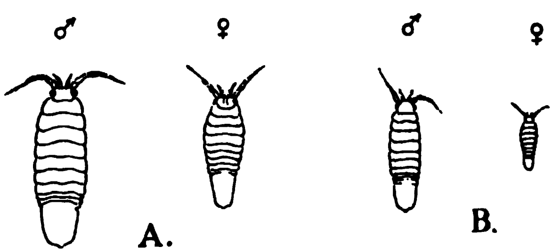
---

1) Die physiologische Bedeutung des Zellkernes. Pflüger's Arch. 51, 1892.

Abgesehen von den besprochenen Unterschieden zwischen Männchen und Weibchen gibt es aber noch Größenunterschiede zwischen Individuen desselben Geschlechts, nach den verschiedenen Jahreszeiten, welche, so weit ich die Literatur kenne, bisher noch nicht berücksichtigt worden sind.

Die geschlechtsreifen Weibchen, welche ich im Herbst (auch im Sommer) gefunden habe, waren sehr klein, die Länge von 9 mm erreichend. Die Frühlingsweibchen (auch Winterweibchen) dagegen hatten eine mittlere Größe von 14 mm und erreichten nicht selten 16—17 mm die Länge. — Aber wie unter den ersteren so auch unter den zweiten können wir eine indivielle Abweichung von der Größe in die eine oder die andere Seite beobachten und zwar: unter den gewöhnlich kleinen Formen der Herbst- und Sommerweibchen können wir einige Male die größere Form treffen, während unter

Fig. 1.



Die geschlechtsreifen Männchen und Weibchen in verschiedenen Jahreszeiten. *A* = im Frühjahr, *B* = im Herbst. (Natürl. Größe.)

den Frühlings- und Winterweibchen wir zuweilen die relativ kleinere Form finden.

Um von diesen Größenunterschieden eine klare und objektive Vorstellung zu geben, habe ich in den verschiedenen Jahreszeiten im ganzen ca. 1000 befruchtete Weibchen gesammelt und die Länge des Körpers nach Millimeter bestimmt, wobei ich zur Längenbestimmung die Mittellinie von den Augen bis zum Körperende benutzte. In Tabelle I habe ich zusammengestellt, in welchem Zahlenverhältnis sich die verschiedenen Körpergrößen auf die einzelnen Monate verteilen. Das Material wurde hauptsächlich in der zweiten Hälfte der Monate gesammelt; es ist für Dezember und Januar geringfügig, weil um diese Zeit befruchtete Weibchen selten sind. Ich wählte befruchtete Weibchen, weil nur sie sich leicht von unreifen Tieren unterscheiden lassen.

Um diese Prozentverhältnisse graphisch zum Ausdruck zu bringen, habe ich zwei Kurven konstruiert, von denen die eine *A* sich auf den Monat September, die andere *B* sich auf den Monat März bezieht. In den Kurven sind die Abszissen durch die Größen

Tabelle I.

	Millimeter																							Die gemeinsame Quant. der ausgem. Tiere
	7	7½	8	8½	9	9½	10	10½	11	11½	12	12½	13	13½	14	14½	15	15½	16	16½	17	17½	18	
September	2	6	23	43	68	70	75	50	36	19	19	4	4	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	= 420
Oktober	—	—	2	3	15	18	13	7	11	6	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	= 80
November	—	—	—	1	4	9	11	10	12	4	10	6	4	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	= 29
Dezember	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	2	2	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	= 10
Januar	·	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1	2	3	3	4	4	5	1	3	—	—	—	—	= 27
Februar	—	—	—	—	—	—	1	—	1	—	2	4	9	12	17	17	21	9	4	2	1	—	—	= 100
März	—	—	—	—	—	—	—	2	6	11	25	35	56	67	84	69	52	32	26	15	6	2	—	= 488

Aus der voranstehenden Tabelle ergibt sich, dass die größten Unterschiede in der Körperlänge der Tiere zwischen den Monaten März und September bestehen. Daher habe ich in diesen beiden Monaten größere Mengen gemessen und in einer besonderen Tabelle II zum Ausdruck gebracht, in welchem Prozentverhältnis die einzelnen Größen in diesen Monaten vertreten sind.

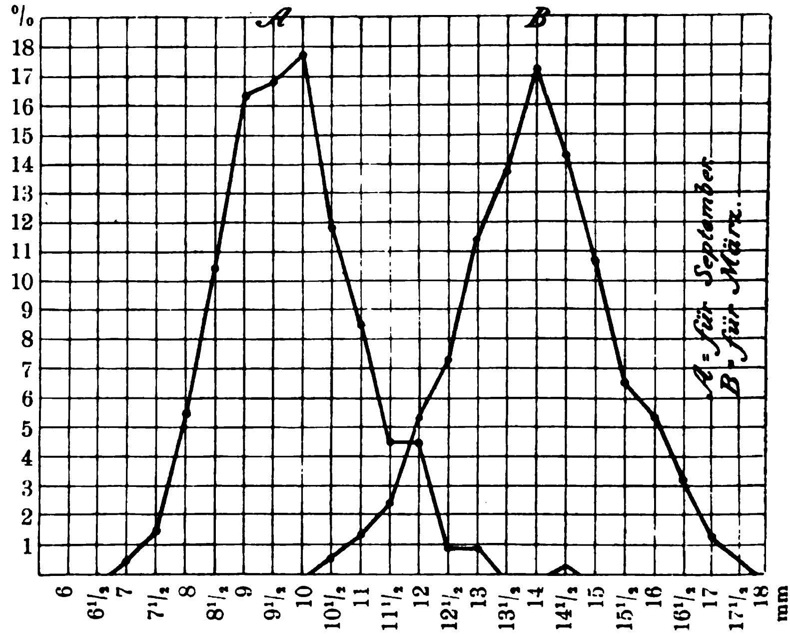
Tabelle II.

	Millimeter																							
	7	7½	8	8½	9	9½	10	10½	11	11½	12	12½	13	13½	14	14½	15	15½	16	16½	17	17½	18	
September	0,48	1,43	5,48	10,24	16,19	16,67	17,86	11,90	8,57	4,52	4,52	0,95	0,95	—	—	0,24	—	—	—	—	—	—	—	%
März	—	—	—	—	—	—	—	0,41	1,23	2,25	5,12	7,17	11,48	13,73	17,21	14,14	10,65	6,56	5,33	3,07	1,23	0,41	—	%

der Tiere, die Ordinaten durch die in Prozenten ausgedrückte Häufigkeit des Vorkommens gegeben.

Man kann somit von einem Saisondimorphismus der Idotheen sprechen, der nach meiner Ansicht dadurch bedingt ist, dass die

Fig. 2.



Sommer- und Herbstweibchen möglichst oft befruchtet werden, während die Frühlingsweibchen nicht so oft befruchtet werden und daher ihr Wachstum schneller vollenden.

Das plötzliche Auftreten einer vergleichsweise großen Zahl von Dorididae cryptobranchoatae (Staurodoris Brobetzkii n. sp.) in den Meeresbuchten bei Sebastopol.

Von Dr. Witold Gadzikiewicz.
(Biolog. Station, Sebastopol.)

Bisher waren im Schwarzen Meer nur zwei Exemplare einer *Doris* von Bobretzki[1]) (1869) gefunden worden, welcher aber von ihnen weder eine systematische Beschreibung, noch Angaben über ihr lokales Vorkommen gemacht hat. Seitdem sind Morididen weder

1) Bobretzki. Die Präzision von den zoologischen Untersuchungen an den Küsten des schwarzen Meeres im Sommer 1869. Notiz der Naturf. Gesellsch. in Kieff 1870. (Russisch.)

in den Buchten von Sebastopol noch soweit ich die Literatur kenne, im Schwarzen Meer aufgefunden worden. In den Tierverzeichnissen, welche Uljanin (1872), Savinsky (1902) und Ostroumoff (1893) gegeben haben, findet man *Doris* sp.? erwähnt, aber als Beleg wird nur der Befund Bobretzki's herangezogen.

Daher ist es von Interesse, dass S. Zernow und ich in Material, welches am 7. Oktober aus dem Meer gebracht wurde, zwei Exemplare von Dorididen fanden. Zwei Wochen später wurden uns von derselben Fundstelle noch einige weitere Dorididen derselben Art gebracht. Von da ab wurden mir jedesmal, sowie nach dem Material gefahndet wurde, einige Stücke gebracht, so dass ich allmählich mehrere zehn Stück sammeln konnte. Die Tiere wurden immer nur an einer bestimmten Stelle der Sebastopolbucht (neben dem an der Seeküste liegenden Bulware) auf Muschelbänken gefunden.

Da der Ort, an welchem die Dorididen gefunden wurden, nahe der zoologischen Station liegt und sehr gut erforscht ist, weil seit den 35 Jahren des Bestehens der Station im Winter fast jede Woche, im Sommer fast jeden Tag daselbst geforscht wird, ist es kaum denkbar, dass die grell gefärbten Tiere so lange Zeit hätten übersehen werden können. Es bleibt uns daher nur eine zweite Erklärung übrig, dass die Tiere in der Sebastopolbucht plötzlich neu aufgetreten sind. Dabei ist denn an die Möglichkeit zu denken, dass die Tiere durch Schiffe[1]) oder ihre Larven durch Meeresströmungen verschleppt worden sind und am neuen Ort günstige Existenzbedingungen gefunden haben. Letzthin hat ein Tier im Aquarium der Station Eier abgelegt, welche sich gut weiter entwickelt haben.

Obwohl bei dem Mangel genügender Literatur die Bestimmung der Tiere auf Schwierigkeiten stieß, habe ich doch die Gattung feststellen können, und weiterhin, dass es sich um eine neue Art handelt. Ich gebe im folgenden eine kurze Charakteristik derselben:

Staurodoris Bobretzkii n. sp. Der gesamte Körper ist grell orangefarben. Auf dem Rücken, speziell den Warzen desselben befinden sich viele dunkle, zum Teil sogar schwarze Flecken. Die in Achtzahl vorhandenen Kiemen sind von gleicher Farbe wie der Körper, die Rhinophore weiß oder hellgelb. Der Körper ist langgestreckt; seine Länge beträgt 6—9 mm, selten mehr; ein einziges Exemplar war 12 mm lang; die Breite beträgt 2—4 mm. Die Hinterkiemen sind bedeutend kürzer als die Vorderkiemen. Die klappenartigen Lappen (Valvulae), welche die Öffnungen der Kiemen schützen, sind gut entwickelt; dagegen sind die Valvulae, welche

1) Die Fundstelle liegt in der Schiffahrtslinie.

den Eingang zur Rhinophorhöhlung schützen, schwach ausgebildet. Die klappenartigen Lappen sind modifizierte Rückenhöcker, wie sie sich auf dem Rücken finden.

E. Hertel's (Jena) Untersuchungen über die Wirkung von Lichtstrahlen auf lebende Zellen[1]).

Die Einwirkung des Lichtes auf die Lebewesen hat seit langem alle biologischen Forscher auf das lebhafteste interessiert. So finden wir denn auch Botaniker, Zoologen und Physiologen zu gemeinsamer Arbeit auf diesem aussichtsreichen Forschungsgebiete vereint. Zu diesen Forschern ist aber in den letzten Dezennien auch der Kliniker hinzugekommen, seitdem die Lichttherapie in der klinischen Medizin mit so großem Erfolge geübt wird. Gerade von klinisch-therapeutischen Erwägungen ausgehend hat Hertel bei Anwendung der Lichtbehandlung in der Augenheilkunde praktische Erfolge gesehen, die ihn veranlassten, die Einwirkung des Lichtes auf lebende Zellen einer sorgfältigen experimentellen Untersuchung zu unterziehen. Die Hertel'schen vergleichend-physiologischen Untersuchungen stellen einen wesentlichen Fortschritt auf diesem Forschungsgebiete dar und haben so viele neue allgemein-biologische Erkenntnisse gebracht, dass eine zusammenfassende, ausführliche Besprechung in dieser Zeitschrift gerechtfertigt erscheint.

Seit den Untersuchungen von Widmark, Hammer, Finsen u.a. ist die Wirkung des ultravioletten Lichtes auf die Gewebe bekannt, ebenso kennt man schon lange die bakterientötende Wirkung des Lichtes. Aber welcher besonderen Eigenschaft der Lichtstrahlen ihre physiologische Wirksamkeit zukommt, wodurch sie bedingt ist, darüber gaben die früheren Arbeiten keinen genügenden Aufschluss. Außerdem fehlten auch Angaben über die Wellenlängen der wirksamen ultravioletten Strahlen. Um diese Lücken auszufüllen, stellte Hertel zunächst Versuche mit spektral zerlegtem Licht aus dem unsichtbaren Teile des Spektrums an, indem er versuchte, an geeigneten Objekten die Wirkung der

---

1) Über Beeinflussung des Organismus durch Licht, speziell durch die chemisch wirksamen Strahlen. Zeitschr. f. allg. Physiologie Bd. 4, 1904. Über physiologische Wirkung von Strahlen verschiedener Wellenlänge. Ebenda Bd. 5, 1905. Über die Einwirkung von Lichtstrahlen auf den Zellteilungsprozess. Ebenda Bd. 5, 1905. Einiges über die Bedeutung des Pigmentes für die physiologische Wirkung der Lichtstrahlen. Ebenda Bd. 6, 1906. Experimenteller Beitrag zur Kenntnis der Pupillenverengerung auf Lichtreize. v. Graefe's Arch. f. Ophthalmologie Bd. 65, 1906. Über den Gehalt verschiedener Spektralbezirke an physiologisch wirksamer Energie. Zeitschr. f. diätetische u. physikal. Therapie Bd. 10, 1906/1907. Mitteilungen über die Wirkung von Lichtstrahlen auf lebende Zellen. Nachrichten d. k. Ges. d. Wissenschaften z. Göttingen. Math. physik. Kl. 1906.

chemisch wirksamen Lichtstrahlen innerhalb verschiedener, aber genau abgegrenzter Wellenlängenbezirke zu analysieren.

Da die Spektren der Metalle die intensivsten Linien im ultravioletten Lichte zeigen, so verwandte Hertel zu seinen Versuchen die Linien der Metallspektren, und zwar die Magnesiumlinie (280 $\mu\mu$ Wellenlänge), weil diese, als die intensivste der chemisch wirksamen Linien die beste Wirkung versprach.

Zuerst wurde der Wirkung dieser Lichtstrahlen (280 $\mu\mu$) auf eine Reihe gut beweglicher Bakterien (Bacterium coli, Typhus, Cholera, Vibrio Metschnikoff, Bacillus prodigiosus, Proteus mirabilis) untersucht. Die Bakterien zeigen im Beginn der Bestrahlung eine Beschleunigung der Bewegung, die nach wenigen Sekunden einer Verlangsamung und endlich völligem Stillstand Platz macht. Bei Bestrahlung von Fäulnisbakterien, die in kleinen Häufchen zusammengeballt waren, trat ein Zerstieben der Häufchen auf, worauf eine Verlangsamung und endlich Sistierung der Eigenbewegungen folgte. Die Bakterien waren durch die Bestrahlung nicht nur immobilisiert, sondern auch abgetötet worden, wie die der Bestrahlung folgenden Kulturversuche lehrten. Kontrollversuche zeigten, dass die Nährböden durch das ultraviolette Licht nicht verändert wurden, somit war die direkte Einwirkung des Lichtes auf die Bakterien einwandsfrei sichergestellt.

Die Bestrahlungsversuche an Protozoen (*Paramaecium aurelia*, *Colpidium colpoda*, *Paramaecium bursaria* Ehrenberg und verwandte kleine holotriche Ciliaten) zeigten eine sofort eintretende lebhafte Unruhe der bestrahlten Paramaecien, die sich aus dem Strahlenfelde entfernten. Bei länger dauernder Bestrahlung trat Kreisbewegung und endlich Stillstand der Bewegung ein. Auch traten Störungen der Ciliarbewegung auf, unregelmäßige, direktionslose Bewegungen der Cilien am stilliegenden Tier. Ferner trat Anschwellung und Quellung des Zelleibes ein und bei länger dauernder Bestrahlung kam es zur Abscheidung wasserheller Tröpfchen, und endlich zerplatzten, oder zerflossen die Tiere. Auch *Stentor polymorphus* zeigte bei der Bestrahlung analoge Erscheinungen, zuerst Beschleunigung der Vorwärtsbewegung, dann aber sehr bald, namentlich bei intensiver Bestrahlung Kontraktionsbewegungen mit Einziehung der peristomalen Wimpern und häufig ein Zerfließen des Plasmaleibes nach Platzen seiner äußeren durchsichtigen Hülle. Die kontraktionsauslösende Wirkung der Bestrahlung war sehr deutlich bei *Carchesium* zu konstatieren und bei *Epistylis plicatilis* trat sofort nach der Bestrahlung ein Neigen der Köpfchen zur Seite ein. Nach 30 Sekunden dauernder Bestrahlung hatten die Epistyliden ihre Bewegung eingestellt.

Von Cnidariern wurden *Hydra grisea, Hydra fusca* und *Hydra viridis* besonders untersucht. Bei den farblosen Hydren erfolgte

sofort nach der Bestrahlung eine lebhafte Kontraktion der Tentakel, auch der Leib zog sich ein. Nach 60 Sekunden war vollständiger Stillstand der Bewegung eingetreten. Viel widerstandsfähiger war *Hydra viridis*. Bei Bestrahlung des Vorderendes trat nach 2—3 Sekunden Kontraktion der Tentakel ein, nach Bestrahlung des Mittelkörpers erfolgte erst nach viel längerer Zeit (2 Minuten) eine Kontraktion des Leibes und der Tentakel, während bei Bestrahlung des ganzen Körpers die Kontraktion des Tieres schneller auftrat. Ein dauernder Stillstand wurde erst nach 6—8 Minuten langer Bestrahlung erzielt. Nach länger dauernder Einwirkung des ultravioletten Lichtes kam es zur Buckelbildung unterhalb des Tentakelkranzes und bei vielen Tieren trat von diesem Buckel aus ein Zerfließen des Körpers ein.

Rotatorien aus der Gattung *Philodina* reagierten auf die Bestrahlung mit einer augenblicklichen Kontraktion des Körpers. Dagegen waren Nematoden (*Rhabditis*) gegen die Bestrahlung ziemlich widerstandsfähig; erst nach 2—3 Minuten dauernder Einwirkung der Strahlen tritt der Tod in stark verschlungener Stellung ein, nachdem das Tier zuvor lebhafte Bewegungen ausgeführt hat. Später erfolgt eine langsame Wiederausdehnung des Tieres. Anneliden (*Chaetognaster*) antworten auf die Bestrahlung mit lebhaften Windungen, versuchen ebenso wie die Nematoden aus dem Strahlenfelde zu entfliehen. Bei kleinen Tieren trat der Tod schon nach 1 Minute dauernder Bestrahlung auf. Auch bei Mollusken (*Lymnaeus*-Embryonen) zeigte sich eine Beschleunigung der Bewegungen der in der Schleimhülle befindlichen Embryonen, die sich nach 2 Minuten verlangsamte und dann ganz aufhörte. Freischwimmende Embryonen versuchten aus dem Strahlenfelde zu entfliehen. Bei längerer Bestrahlung trat zunächst Kontraktion und nach wenigen Minuten der Tod ein.

Amphibienlarven (*Triton taeniatus*, *Siredon pisciformis*) reagierten auf Bestrahlung durch sehr lebhafte Flucht aus dem Strahlenfelde. Bei Bestrahlungsversuchen im Ziegler'schen Kompressorium gelang es bei Anwendung geringerer Strahlungsintensitäten kleinere Zellgruppen zu bestrahlen, wobei das Tier ruhig blieb. Am Epithel des Schwanzflossensaumes trat nach 5 Minuten dauernder Bestrahlung etwa eine Stunde später nach Aufhören der Bestrahlung eine Quellung der getroffenen Zellen ein, ferner zeigten sich Zellwanderungen am Begrenzungsrande der bestrahlten Partie und eine lebhafte Pigmentwanderung nach den bestrahlten Zellen zu. Nach 18—24 Stunden ließ der durch seinen Pigmentreichtum schon makroskopisch hervortretende bestrahlte Bezirk an seiner Grenze zahlreiche Kernteilungsfiguren erkennen. Die peripheren Zellen der Verbreiterungszone stießen sich allmählich ab, so dass der nach der Bestrahlung aufgetretene Buckel sich dem ursprüng-

lichen Begrenzungssaum wieder anschloss. An den Larven konnten auch die Blutgefäße bestrahlt werden. Nach 5—7 Minuten dauernder Bestrahlung der Blutgefäßkapillaren kam der Kreislauf in ihnen zum Stillstand.

Von Pflanzenzellen wurden solche untersucht, bei denen sich die Vitalität durch Bewegung der ganzen Zelle, oder des Plasmas kontrollieren ließ.

Elodea Canadensis zeigte bei Bestrahlung eine deutliche Verlangsamung der Plasmaströmung; in den Randpartien der Blätter hörte die Bewegung schon nach 2—3 Minuten dauernder Strahlungszeit auf, je näher der Mittelrippe die bestrahlten Zellen lagen, um so später kam die Plasmabewegung zum Stillstand. Bei kürzerer Bestrahlungsdauer begann die Strömung nach Aufhören der Belichtung wieder, aber nach 20 Minuten währender Bestrahlung kam die Protoplasmabewegung nicht wieder in Gang. Besonders interessant ist die Beobachtung, dass die Bestrahlung mit ultraviolettem Licht an hell, namentlich mit gelbem Licht beleuchteten Blättern weniger rasch die vorher beschriebenen Veränderungen hervorbringt, als bei Bestrahlung der Blätter im Dunkeln. Stark heliotropische Oscillarien zeigten ein Zurückweichen der frei beweglichen Fäden aus dem Strahlenfelde. Nach Aufhören der Bestrahlung wandern die Fäden wieder in das Beleuchtungsfeld zurück, das ein schwaches, von ultravioletten Strahlen freies Licht hat. Aber dieses Zurückwandern erfolgt langsamer als das Auswandern. Bei längerer Bestrahlung hört die phototropische Bewegung ganz auf. Auch Diatomeen stellen ihre Bewegung bei Bestrahlung ein, braungefärbte früher als grüne.

Aus den zunächst geschilderten Versuchen geht hervor, dass die untersuchten Organismen eine deutliche Reaktion auf die Bestrahlung mit Licht von 280 $\mu\mu$ zeigen; entweder wurde die Ortsbewegung beschleunigt, oder es erfolgte eine Zusammenziehung kontraktiler Gewebe. Diese Erregungswirkung war auch bei Pflanzen (Oscillarien) zu sehen. Das zweite Stadium der Reizeinwirkung besteht in einer Lähmung, bezw. Verlangsamung und Stillstand der Bewegung, auf die endlich der Tod folgt. Diese Stadien gehen rasch ineinander über. Besonders stark scheinen die Strahlen auf die kontraktile Substanz zu wirken. Die beobachteten verschiedenen Zellveränderungen weisen darauf hin, dass die Reizwirkung der Strahlen durch eine direkte Einwirkung auf das Plasma der bestrahlten Zellen hervorgebracht wird. Ferner haben die Versuche an Hydroidpolypen eine besondere Beeinflussung des Nervensystemes durch das ultraviolette Licht erkennen lassen, denn die Tentakelbewegungen wurden am schnellsten bei Bestrahlung der Tentakelregion, die Nerven enthält.

Um eine Vorstellung von der eigentlichen Wirkungsart des Lichtes auf die Organismen zu bekommen, hat Hertel eine Reihe von Toxinen, Fermenten und labiler chemischer Substanzen der Bestrahlung mit Licht von 280 $\mu\mu$ unterworfen. Die Versuche mit Diphtherietoxin zeigten, dass für die einfache letale Toxindosis eine Bestrahlung von 5 Minuten genügte, um das Gift unwirksam zu machen. Dagegen war die 3—4fache Menge der scheinbar ganz unschädlichen Einzelndosis doch noch wirksam. Demnach war die einfache letale Toxindosis durch die Bestrahlung nur so weit abgeschwächt worden, dass sie keine merkliche Reaktion bei den Versuchstieren hervorrief. Zur absoluten Abtötung des Toxins war eine erheblich längere Bestrahlungszeit notwendig. Vollkommen unwirksam erwies sich die Bestrahlung auf Diphtherieantitoxin, das vor und nach der Bestrahlung die gleichen antitoxischen Eigenschaften hatte.

Sowohl Trypsin, wie Diastase, als auch Labferment wurden durch die Bestrahlung mit ultraviolettem Licht in ihrer Wirksamkeit abgeschwächt, aber die Fermente brauchten eine bedeutend längere Strahlzeit als die Toxine, um geschädigt zu werden, sie sind demnach viel weniger labile Körper als die Toxine.

Welche Wirkung hat nun das Licht von 280 $\mu\mu$? Um diese Frage zu beantworten, müssen wir auf die Versuche an *Elodea* zurückgreifen, in denen eine Belichtung mit sichtbarem Licht eine Herabsetzung der Wirkung der ultravioletten Strahlen hervorbringt. Wurden ungefärbte Paramaecien im belichteten und dunklen Felde mit ultravioletten Licht bestrahlt, so konnte kein Unterschied im Absterben der Versuchsobjekte beobachtet werden. Dagegen zeigte das grün gefärbte *Paramaecium bursaria* Ehrenberg deutliche Verschiedenheiten unter diesen Versuchsbedingungen. Die mit sichtbarem Lichte beleuchteten Tiere gingen leichter in das ultraviolette Strahlenfeld hinein und starben später als die im unbeleuchteten ultravioletten Feld befindlichen Kontrolltiere. Hertel erklärt dieses Verhalten damit, dass das Chlorophyll bei Gegenwart von Licht assimilierend wirkt, wodurch Sauerstoff abgespalten wird. Dieser abgespaltene Sauerstoff soll nun die schädigende Wirkung der ultravioletten Strahlen aufhalten, die dem Gewebe Sauerstoff entziehen.

Zur Stütze seiner Annahme verweist Hertel auf die Reduktionswirkung der sogen. chemisch wirksamen Strahlen. Eine kurz dauernde Bestrahlung einer Silbernitratlösung und Nylanderlösung zeigte durch die auftretende Schwärzung deutlich die reduzierende Wirkung der ultravioletten Strahlen von 280 $\mu\mu$. Auch Oxyhämoglobin wurde durch Bestrahlung mit Licht von 280 $\mu\mu$ reduziert, woraus Hertel ganz allgemein eine reduzierende Wirkung dieser Strahlen auf die organische Substanz annimmt.

Hertel versuchte auch am lebenden Gewebe die durch die Strahlen hervorgebrachte Reduktion zu beobachten, aber seine Versuche haben zu keinen sicheren Resultaten geführt.

Um die Annahme von der Reduktionswirkung der Strahlen auf die lebende Substanz besser zu stützen, untersuchte Hertel, ob die durch notorische Reduktionsmittel bei Tieren bewirkten Absterbeerscheinungen ähnlich den durch die Bestrahlung hervorgerufenen sind. Ferrum hydrogenio reductum erzeugt bei Paramaecien ähnliche Erscheinungen wie die Bestrahlung, nur fehlte die Beschleunigung der Bewegung und außerdem traten alle Erscheinungen langsamer ein als bei der Bestrahlung. Die Wirkung des Ferrum hydrogenio reductum wurde wie die der ultravioletten Strahlen bei *Paramaecium bursaria* (mit Zoochlorellen) durch Beleuchtung mit sichtbaren Strahlen abgeschwächt. Die im Dunkeln der Eisenwirkung ausgesetzten Paramaecien starben früher als die belichteten. Dieser Versuch spricht nach Hertel wesentlich für die Reduktionswirkung der Strahlen auf die Zellen. Demnach würden diejenigen Organismen, welche selbst Sauerstoff produzieren (Chlorophyll), der desoxydierenden Eigenschaft der Strahlen länger widerstehen als solche, die keinen Sauerstoff produzieren. Zur weiteren Stütze seiner Annahme führt Hertel seine Beobachtungen über die Wirkung der ultravioletten Strahlen auf die Peroxydase und Katalase an. Die Peroxydase zeigte bei Bestrahlung eine Verminderung ihrer Wirksamkeit, während die Katalase eine Verstärkung ihrer katalytischen Wirkung auf Hydroperoxyd aufwies. Direkte Bestrahlung des Wasserstoffsuperoxyds lieferte keine eindeutigen Resultate, wohl aber wird die katalytische Spaltung des Hydroperoxyds durch die Bestrahlung wesentlich erhöht, wenn die Spaltung schon durch einen katalytisch wirkenden Körper begonnen wurde.

Nach den geschilderten Versuchen mit Licht von der Wellenlänge von 280 $\mu\mu$ ging Hertel dazu über, auch Lichter von verschiedener Wellenlänge bezüglich ihrer Wirkung auf lebende Zellen zu untersuchen. Wenn man in einem Spektralgebiet physiologische Wirkungen beobachten kann, in einem anderen aber nicht, dann kann dieser Unterschied in der Wirkung ebensogut auf einer Verschiedenheit der wirksamen Energiemengen in den beiden Spektralgebieten, wie auf einer Verschiedenheit der Wellenlängen beruhen. Hertel hat deshalb die Gesamtenergie eines jeden auf seine physiologische Wirksamkeit zu untersuchenden Wellengebietes thermoelektrisch gemessen. Beim Vergleich zweier verschiedener Wellengebiete wurden durch geeignete Versuchsanordnungen die Energieintensitäten der beiden Wellengebiete gleich gemacht und erst dann in ihrer Wirkung auf die Organis-

men geprüft. Dadurch sind alle Fehler, welche auf einer Verschiedenheit der im Versuche verwendeten Energiemengen beruhen, ausgeschaltet.

Aus den in dieser Weise angestellten Versuchen an *Bacterium coli*, Paramaecien (*Peramaecium aurelia*, *Colpidium colpoda*), Rotatorien (*Philodina*) geht hervor, dass die Wirkung ein und derselben Spektrallinie direkt abhängig ist von der thermoelektrisch gemessenen Gesamtintensität. Mit zunehmender Gesamtintensität wurde die zur Abtötung der Organismen nötige Bestrahlungsdauer wesentlich verkürzt, desgleichen nehmen die der Abtötung vorausgehenden Reizerscheinungen (beschleunigte Bewegung, Kontraktion) mit Zunahme der Energieintensität zu. Außerdem zeigten die Versuche mit gleichen Energieintensitäten, dass die physiologische Wirksamkeit der Strahlen mit dem Zunehmen der Wellenlängen abnimmt, wobei schon Differenzen von 50 $\mu\mu$ Wellenlänge deutliche Unterschiede in der physiologischen Wirksamkeit erkennen lassen. Sehr auffallend werden diese Unterschiede, wenn man weit auseinanderliegende Teile des Spektrums von gleicher Gesamtenergie miteinander vergleicht. Licht der Magnesiumlinie von 280 $\mu\mu$ tötet die Versuchsobjekte fast sofort, längstens aber nach 20 Sekunden dauernder Einwirkung, während Licht von der Wellenlänge von 440 $\mu\mu$ gleicher Intensität erst nach stundenlanger Einwirkung eine deutliche Beeinflussung der Lebenstätigkeit erkennen lässt. Ganz analoge Differenzen zeigen die Intensitäten und Wellenlängen bezüglich der an den Versuchsobjekten hervorgerufenen Reizerscheinungen (Bewegungen). Hertel hat die Ergebnisse seiner Versuche, in denen er die zur Reaktion notwendigen Schwellenwerte für die einzelnen Wellenlängen bestimmt hat, in Kurvenform dargestellt. Diese Kurven zeigen, dass die Werte der aufgewendeten Gesamtenergie außerordentlich zunehmen, je größer die Wellenlänge des verwendeten Lichtes ist.

Für das Zustandekommen der physiologischen Wirkung ist aber nicht nur die Gesamtenergie und Wellenlänge des verwendeten Lichtes von Bedeutung, sondern in erster Linie auch die Stärke der Absorption der Strahlen durch die Organismen, weil ja die physiologische Wirkung der Strahlen erst innerhalb des Organismus erfolgen kann. Die Absorptionsgröße der lebenden Gewebe für Licht ist sehr schwer zu bestimmen. Hertel hat durch sehr sinnreiche Versuche das von den Geweben bei der Bestrahlung erzeugte Fluoreszenzlicht als ein Maß der absorbierten Lichtmengen verwendet. In allen diesbezüglichen Versuchen zeigte sich bei gleicher Gesamtintensität der untersuchten Lichter eine Abnahme der Fluoreszenz mit der Wellenlänge, mithin absorbieren die bestrahlten Gewebe von dem auffallenden kurzwelligen Licht mehr als von dem langwelligen. Analoge Resultate ergaben auch Versuche, bei denen Bakterien in kleine Quarz-

kämmerchen eingeschlossen wurden, die hinter die Cornea in die vordere Augenkammer von lebenden Kaninchen gebracht wurden. Die Cornea zeigte in diesen Versuchen ein um so größeres Absorptionsvermögen, je kürzer die Wellenlängen des verwendeten Lichtes waren. Licht von einer Wellenlänge von 232 und 280 $\mu\mu$ wurde von der Cornea vollständig absorbiert, in der deutliche Veränderungen eintraten, während die hinter der Cornea befindlichen Bakterien unverändert blieben, obgleich diese Wellenlängen die Bakterien sehr rasch abtöten. Bei Lichtern mit Wellenlängen von 383 $\mu\mu$ aufwärts gingen genügend Strahlen durch die Cornea, um auch auf die Bakterien zu wirken, obwohl die Cornea auch noch einen Teil dieser Strahlen absorbiert.

Aus den Versuchen geht also hervor, dass die Absorption der strahlenden Energie (innerhalb der untersuchten Grenzen) durch lebendes Gewebe um so geringer ist, je länger die Wellen der angewendeten Strahlen sind. Aus dieser Tatsache erklärt sich aber auch, warum die physiologische Wirkung der einzelnen Spektralbezirke bei gleicher Gesamtintensität verschieden stark und zwar umgekehrt proportional der Wellenlänge ist. Demnach hängt die Wirkung der strahlenden Energie auf den Organismus in erster Linie von dem Absorptionsvermögen der Organismen für diese Strahlen ab.

Wenn diese Anschauung richtig ist, dann müsste durch Erhöhung des Absorptionsvermögens die physiologische Wirkung schwach wirkender Wellenlängen verstärkt werden können, ganz analog wie bei photographischen Platten eine Sensibilisierung für verschiedene sonst wenig wirksame Strahlen hervorgerufen werden kann. Tappeiner und seine Schüler sowie andere Autoren haben durch Zusatz einer Reihe von Stoffen zum Nährmaterial der Organismen diese für Strahlen empfindlich machen können, die sonst keine oder nur eine unmerkliche Wirkung auf die Organismen ausübten. Hertel untersuchte nun Strahlen von bekannter Wellenlänge und Gesamtintensität auf ihre physiologische Wirksamkeit, indem er die Versuchsobjekte das einemal in Flüssigkeiten bestrahlte, die Eosin oder Erythrosin enthielten, das anderemal in derselben Flüssigkeit, die aber frei von diesen Zusätzen war. Außerdem verwendete Hertel zur Bestrahlung Wellenlängen, die von den genannten Lösungen sicher absorbiert wurden und zur Kontrolle solche Wellenlängen, die von den Lösungen nicht absorbiert wurden. Hertel's Versuche ergaben nun in Übereinstimmung mit den Versuchen früherer Autoren, dass es möglich ist, durch Zusatzstoffe die Wirkung von Strahlen auf die Organismen dadurch beträchtlich zu steigern, dass diese Stoffe Strahlen absorbieren, die sonst von den Organismen nicht absorbiert werden und deshalb wirkungslos bleiben.

Aus Hertel's Versuchen geht ferner hervor, dass zur Abtötung der auf diese Weise sensibilisierten Organismen mit sichtbarem Licht fast die gleiche Bestrahlungsdauer erforderlich ist, wie bei dem stark wirksamen ultravioletten Licht von 280 $\mu\mu$. Strahlen, die früher erst nach mehreren Stunden wirkten, waren so wirksam geworden, dass sie schon nach 70 Sekunden ihre Wirksamkeit entfalteten. Aus diesen Versuchen schließt Hertel, dass zwei weit auseinanderliegende Spektralbezirke von gleicher Gesamtintensität, deren physiologische Wirkung ohne Berücksichtigung der bestehenden Absorptionsverhältnisse große Differenzen aufweist, nach Ausgleich der Absorption auch annähernd gleiche physiologische Wirkung zeigen, sowohl in bezug auf die Stärke als auch auf die Art der Wirkung.

Die in der Natur beobachtete sogen. komplementär chromatische Anpassung vieler Pflanzen und Tiere (Engelmann, Gaidukow) ist ein den beschriebenen Sensibilisationsversuchen ganz analoger Vorgang. Dabei nehmen die Pflanzen eine Farbe an, die der Farbe der sie treffenden Strahlen komplementär ist, also das sie treffende Licht möglichst absorbiert. So tritt nach Gaidukow bei Bestrahlung von *Oscillaria Sancta* mit grünem Licht Rotfärbung, mit rotem Licht Grünfärbung, mit gelbem Licht Blaugrünfärbung etc. der Kulturen ein, indem das Chromophyll der Algen immer mehr und mehr die komplementäre Farbe des sie treffenden Lichtes annahm. Es ist dies ein besonders lehrreicher Fall von Anpassung an die gerade gegebenen Existenzbedingungen, da die Algen die strahlende Energie zur Erhaltung ihres Lebens unbedingt brauchen. Auf Grund dieser Versuche wird auch die physiologische Bedeutung des Sehpurpurs in der Retina verständlich, er scheint als Sensibilisator für die nervösen Netzhautelemente (Stäbchen) von Wichtigkeit zu sein (v. Kries, Koenig).

Aus all den bisher geschilderten Versuchen geht hervor, dass die physiologische Wirksamkeit der Strahlen nicht an bestimmte Spektralgebiete gebunden ist, sondern die strahlende Energie ist ein allgemein wirksames Prinzip. Die Wellenlänge ist nur insofern von Bedeutung, als durch sie die Gesamtenergie, sowie das Absorptionsvermögen mitbestimmt wird. Die Strahlen selbst bewirken nach Hertel nur eine Sauerstoffabspaltung aus leicht desoxydablen Substanzen; trifft der abgespaltene Sauerstoff zur Oxydation geeignete Moleküle, dann wirken die Strahlen oxydierend, fehlen aber diese Moleküle, dann tritt nur eine Reduktionswirkung ein. Die Strahlen wirken gewissermaßen nur als Katalysator. Durch eine derartige Auffassung der Strahlenwirkung klären sich viele Widersprüche über die bakterizide Wirkung der Strahlen auf. Ebenso lässt sie die

Latenzwirkung der Strahlen, die erst später nach dem Aufhören der Bestrahlung eintritt, verständlich erscheinen.

Hertel konnte bei der Behandlung eitriger Hornhautgeschwüre mit ultraviolettem Lichte die Beobachtung machen, dass diese Geschwüre unter Zurücklassung sehr zarter Narben heilten. Die anatomische Untersuchung derartig bestrahlter Hornhäute zeigte eine starke Vermehrung der Kernteilungsfiguren im Epithel und Wucherungserscheinungen in den Hornhautkörperchen der Grundsubstanz, Befunde, die von Ogneff und Birch-Hirschfeld bestätigt wurden. Da Hertel das zahlreiche Auftreten der Mitosen mit der Bestrahlung in Beziehung brachte, so untersuchte er den Einfluss des Lichtes auf die Zellteilung an künstlich befruchteten Seeigeleiern (*Echinus microtuberculatus*).

Für die Bestrahlung mit ultraviolettem Licht wurden ausschließlich Strahlen von 280 $\mu\mu$ Wellenlänge verwendet, zur Bestrahlung mit sichtbarem Licht kam die Dermolampe mit gekühlten Eisenelektroden in Anwendung. Die Bildchen der einzelnen zur Bestrahlung angewendeten Spektrallinien waren so klein, dass nur einige der in der Durchstrahlungskammer enthaltenen Eizellen bestrahlt wurden, während die übrigen unbestrahlt bleiben und so als Kontrollzellen dienen konnten.

Nach 7 Minuten dauernder Bestrahlung mit intensivem Magnesiumlicht (280 $\mu\mu$) war Abtötung der bestrahlten Eizellen zu erkennen, die Furchung blieb aus, einige Zellen zerfielen krümelig und zerflossen. Die nicht bestrahlten Zellen entwickelten sich normal. Bei Herabsetzung der Strahlungsintensität auf die Hälfte zeigte sich bei den bestrahlten Eiern eine wesentliche Verspätung im Beginn der Furchung; bei unbestrahlten Zellen war bereits das Achtzellenstadium erreicht zu einer Zeit, wo bei den bestrahlten Eiern die Furchung eben erst begann. Einzelne bestrahlte Eier blieben sogar ungeteilt. Nach Herabsetzung der Strahlungsintensität auf ein Drittel konnte nach 5 Minuten dauernder Bestrahlung eine mehr oder weniger ausgesprochene Hemmung der Teilung an den bestrahlten Zellen beobachtet werden. An bereits in Furchung begriffenen Eiern wurde durch Einwirkung schwacher ultravioletter Strahlen die Weiterentwickelung entweder gehemmt oder ganz aufgehoben. Bei partieller Bestrahlung eines Eies oder einer Furchungskugel entwickelte sich die nicht bestrahlte Seite normal weiter, während die bestrahlte Seite in ihrer Entwickelung gehemmt wurde. Durch Anwendung stärkerer Strahlenintensitäten wurde aber nicht nur die Weiterentwickelung gehemmt, sondern es trat sogar Rückbildung (Umwandlung des Zweizellenstadiums in das Einzellenstadium, des Vierzellenstadiums in das Zweizellenstadium) ein und endlich erfolgte ein Zerfließen und Zerplatzen der Zellen. Bei kurzdauernder Bestrahlung zeigten sich auch sehr interessante

Latenzerscheinungen der Strahlenwirkung, indem bei manchen der bestrahlten Eier die erste Teilung keine nennenswerte Verzögerung aufwies, während die später folgenden Teilungen immer mehr und mehr verzögert wurden. Auch unvollkommene Furchungen konnten häufig beobachtet werden. Ferner tritt das Zerfließen an bereits gefurchten Eiern häufiger und schon bei geringerer Strahleneinwirkung ein als bei noch nicht gefurchten Eiern. Aus all den zahlreichen Versuchen Hertel's geht unzweifelhaft hervor, dass die ultravioletten Strahlen auf die Teilung der Eizelle, in welchem Teilungsstadium sie sich auch immer befinden mag, eine ungünstige, ja sogar schwer schädigende Wirkung ausüben. Da es gelingt, durch isolierte Bestrahlung einzelner Furchungszellen diese zu zerstören, so stellt gerade die Bestrahlung eine sehr wertvolle Methode für entwickelungsphysiologische Experimentaluntersuchungen dar, weil diese Ausschaltung einzelner Furchungszellen viel weniger roh ist als die üblichen operativen Eingriffe.

Von dem spektral zerlegten sichtbaren Licht der Dermolampe wurde die Wirkung der blauen (440 $\mu\mu$), grünen (523 $\mu\mu$) und gelben (558 $\mu\mu$) Strahlen auf den Zellteilungsprozess untersucht. Alle diese Strahlen lassen einen gewissen verzögernden Einfluss auf die Zellteilung erkennen, die zeitlichen Differenzen sind zwar nicht groß, aber doch regelmäßig vorhanden und werden mit zunehmender Intensität der Bestrahlung größer. Namentlich erfolgt die eigentliche Durchschnürung des Plasmas, die beim normalen Zellteilungsprozess sehr rasch von statten geht, nach der Bestrahlung auffallend langsam. Nachhaltige Wirkungen, wie dauernde Unterdrückung oder Hemmung der Teilung konnten nach Bestrahlung mit sichtbarem Licht nicht beobachtet werden. Die Unterschiede in der Wirkung des sichtbaren und ultravioletten Lichtes führt Hertel auf die geringe Absorption des sichtbaren Lichtes durch die Eier zurück, wenigstens zeigt der Versuch mit durch Eosinzusatz sensibilisierten Eiern eine nicht unwesentliche Zunahme der die Zellteilung verzögernden Wirkung des sichtbaren Lichtes.

Um den natürlichen Lebensbedingungen näher zu kommen, untersuchte Hertel auch den Einfluss des diffusen Tageslichtes und direkten Sonnenlichtes auf den Furchungsprozess. Die Versuche ließen selbst bei kurzdauernder Einwirkung des direkten Sonnenlichtes eine Schädigung der Furchung erkennen, die nur auf die Lichtstrahlen zu beziehen ist, da die Wärmewirkung durch geeignete Kühlvorrichtung ausgeschlossen ist. Dagegen ließ das diffuse Tageslicht keine wesentliche Beeinträchtigung des Furchungsprozesses erkennen, was wohl in erster Linie auf die zu geringe Intensität des Lichtes zurückzuführen

ist. In einer Versuchsreihe, die an sensibilisierten Eiern (Eosinzusatz zum Seewasser) ausgeführt wurde, konnte denn auch eine deutliche Behinderung des Eintrittes der einzelnen Furchungsphasen nach der Bestrahlung mit diffusem Tageslicht beobachtet werden, die sich bis in relativ späte Entwickelungsstadien verfolgen ließ.

Aus den geschilderten Versuchen ergibt sich nun unzweifelhaft, dass die Lichtstrahlen einen ungünstigen, hemmenden oder schädigenden Einfluss auf den Zellteilungsvorgang ausüben, allerdings tritt diese Wirkung erst bei höherer Intensität der Lichtstrahlen auf. Deshalb widersprechen die Versuche von Driesch, der keinen sichtbaren Einfluss der Belichtung auf den Ablauf der Furchung und die Entwickelung der Organanlagen in seinen Versuchen finden konnte, nur scheinbar den Befunden Hertel's, denn Driesch hatte in seinen Versuchen diffuses Tageslicht oder filtriertes spektral zerlegtes Tageslicht angewendet, also zu geringe Intensitäten des Lichtes einwirken lassen.

Wenn wir nun zu der Frage zurückkehren, ob die an den Hornhäuten nach der Bestrahlung beobachteten zahlreichen Mitosen auf die Einwirkung der Lichtstrahlen zu beziehen sind, so müssen wir konstatieren, dass Hertel's Versuche über diese Frage keine Aufklärung gebracht haben. Das scheint auch nicht wunderbar, denn eine befruchtete und sich furchende Eizelle stellt einen ganz anderen Organismus als eine sich teilende Epithelzelle dar. In dem einen Falle haben wir ein totipotentes System vor uns, während die Epithelzelle ein in ihren noch möglichen Leistungen engbegrenztes, bereits stark differenziertes System von ganz umschriebener Entwickelungspotenz repräsentiert, dessen Reaktionsfähigkeit infolge der weitgehenden Differenzierung schon sehr verändert ist.

Da Hertel bei seinen Versuchen auch Veränderungen des Pigmentes nach Bestrahlung mit ultraviolettem Lichte beobachtet hatte, so wurden später von ihm genaue Versuche über die Bedeutung des Pigmentes für die physiologischen Wirkungen der Lichtstrahlen angestellt. Als Versuchsobjekte wurden zunächst Larven von *Triton taeniatus* benützt, die in einem Ziegler'schen Kompressorium so gehalten wurden, dass die Tiere keine größeren Bewegungen ausführen konnten. Es war sogar möglich, an den durchsichtigen Larvenschwänzen einzelne Pigmentzellen zu bestrahlen. Bei Bestrahlung mit ultraviolettem Licht von 280 $\mu\mu$ Wellenlänge trat nach wenigen Minuten eine deutliche Bewegung des Pigmentes ein, die in einer zitternden und tanzenden Bewegung der einzelnen Körner und in einer Retraktion des Pigmentes gegen den Zellkörper bestand und nach 10—15 Minuten dauernder Belichtung zu einer vollständigen Ballung des Pigmentes führte. Nach einiger Zeit traten an den Zellen die

schon bekannten Veränderungen, Quellung und Verschiebung der Zellen, ein. Wurde die Bestrahlung nach 3 Minuten, vor der vollständigen Retraktion des Pigmentes unterbrochen, dann ging die Pigmentretraktion noch eine kurze Zeit lang weiter, kehrte sich dann aber vollständig um, d. h. es trat Expansion des Pigmentes ein. Wurden die Zellen mit starkem Licht bestrahlt, dann kam es sogleich zur Retraktion des Pigmentes, die aber sehr bald zum Stillstand kam, noch bevor eine vollkommene Ballung des Pigmentes eingetreten war, weil die Zellen durch die intensive Bestrahlung abgetötet worden waren.

Zur Bestrahlung der Pigmentzellen mit sichtbarem Licht wurden die blauen (440 $\mu\mu$) und gelben (558 $\mu\mu$) Strahlen der Dermolampe verwendet. Beide Strahlenarten führten eine Retraktion des Pigmentes herbei und nach ungefähr 15 Minuten dauernder Bestrahlung war eine vollständige Ballung des Pigmentes eingetreten. Nach Aufhören der Bestrahlung trat wieder vollständige Expansion des Pigmentes ein. Durch Verstärkung der Lichtintensität nahm die Geschwindigkeit der Pigmentbewegung zu, ein Unterschied in der Einwirkung von sichtbaren und ultravioletten Strahlen bestand nur insofern, als durch die sichtbaren Strahlen die spätere Expansion des Pigmentes nicht geschädigt wurde.

Hertel stellte auch Versuche an Cephalopoden (*Sepiola*, *Octopus*, besonders aber *Loligo vulgaris*) an. Die im Dunkeln gehaltenen Versuchstiere nehmen eine hellgraue Farbe an. Wird an einem solchen hellgrau gefärbten Exemplar eine umschriebene Stelle mit Licht von 280 $\mu\mu$ Wellenlänge bestrahlt, dann färbt sich die belichtete Stelle fast sofort braungelb oder braunrot. Kurze Zeit darauf tritt die gleiche Färbung an dem ganzen Tiere auf, das Zeichen lebhafter Unruhe darbot und sich durch Fortschwimmen der Bestrahlung entzog. Auch *Loligo* wurde mit den sichtbaren blauen (440 $\mu\mu$) und gelben (558 $\mu\mu$) Strahlen aus dem Spektrum der Dermolampe bestrahlt. Bei Bestrahlung mit blauem Licht zeigte sich namentlich an jungen *Loligo*-Exemplaren zuerst eine Bewegung der gelben Pigmentzellen, erst viel später begannen auch die violettroten Pigmentzellen zu expandieren. Dagegen trat bei Bestrahlung mit gelbem Licht zuerst eine Expansion der violettroten Chromatophoren ein und erst viel später der gelben Pigmentzellen. Eine Ausbreitung der Verfärbung auf das ganze Tier konnte bei Bestrahlung einer umschriebenen Stelle mit sichtbarem Licht niemals beobachtet werden.

Bestrahlungsversuche mit ultraviolettem Licht von 280 $\mu\mu$ Wellenlänge an toten Loligines ließen eine sofortige Expansion der Pigmentzellen erkennen. Nach 5—10 Minuten dauernder Bestrahlung blieb die eingetretene Expansion lange bestehen und erst viel später trat eine unregelmäßige Retraktion des Pigmentes ein,

die wohl als Absterbeerscheinung aufzufassen sein dürfte. Auch der Unterschied in der Wirkung des blauen und gelben sichtbaren Lichtes konnte am toten Tier mit Sicherheit konstatiert werden.

Hertel stellte auch Bestrahlungsversuche mit unzerlegtem Tageslicht an, von dem die ultravioletten Strahlen abfiltriert worden waren, wobei wiederum ein deutlicher Unterschied in der Einwirkung auf die beiden Arten von Pigmentzellen eintrat, indem hier zuerst die violettroten und erst später die gelben Chromatophoren expandierten. Wurde dagegen Tageslicht benützt, das noch die ultravioletten Strahlen besaß, dann konnte ein zeitlicher Unterschied in der Reaktion der beiden Pigmentzellenarten ebensowenig gefunden werden, wie bei der Verwendung reinen ultravioletten Lichtes. Selbst exzidierte Hautstücke reagierten auf eine Bestrahlung mit ultraviolettem Licht (280 $\mu\mu$) mit einer sofortigen Expansion der Pigmentzellen, die später in Expansionsstellung stillstanden. Eine Mitbewegung nicht bestrahlter Zellen konnte aber in diesen Versuchen nicht beobachtet werden, wohl aber war der Unterschied in der Wirkung des gelben und blauen sichtbaren Lichtes auch an den exzidierten Hautstücken noch deutlich zu erkennen.

Die beschriebenen Unterschiede in der Wirkung der Lichter von verschiedenen Wellenlängen veranlassten Hertel, die Lichtabsorption der verschiedenen Pigmentzellen mit dem Engelmann'schen Mikrospektrophotometer genauer zu untersuchen, wobei sich herausstellte, dass die verschiedenen Pigmentzellen das auf sie fallende Licht in ganz verschiedener Weise absorbieren. Ultraviolette Strahlen werden von allen Pigmentzellen gleichmäßig absorbiert, dagegen lagen die Absorptionsmaxima für sichtbares Licht je nach der Färbung der Pigmentzellen an verschiedenen weit auseinanderliegenden Teilen des Spektrums. Daraus erklärt sich nun ohne weiteres die verschiedene Wirkung der verschiedenen Lichter. Die von allen Zellen vollkommen aufgenommenen ultravioletten Strahlen von 280 $\mu\mu$ Wellenlänge wirken deshalb auch sehr rasch und intensiv auf alle Chromatophoren. Die blauen Strahlen von 440 $\mu\mu$ Wellenlänge lagen am nächsten dem Absorptionsmaximum der gelben Pigmentzellen, das bei etwa 460 $\mu\mu$ liegt, weshalb sie die gelben Zellen am stärksten erregen. Die violettroten Chromatophoren hatten ihr Absorptionsmaximum bei 550 $\mu\mu$, also ganz nahe bei der Wellenlänge des verwendeten gelben Lichtes von 558 $\mu\mu$, von dem sie am stärksten erregt wurden. Bei den mit schwarzem Pigment versehenen Chromatophoren der Tritonen, das alle Lichter gleich stark absorbiert, konnte deshalb ein Unterschied der Erregbarkeit durch verschiedenwellige Lichter natürlich nicht gefunden werden. Nur die ultravioletten Strahlen zeigen inso-

fern einen Unterschied gegenüber allen anderen Strahlen, als sie eine intensivere und tiefer in das Zellenleben eingreifende Wirkung entfalten als die sichtbaren Strahlen.

Auf Grund seiner früheren Versuche über die Einwirkung des ultravioletten Lichtes auf die Plasmaströmung bei *Elodea canadensis*, Bakterien und Infusorien nimmt Hertel an, dass bei den Chromatophoren die ultravioletten Strahlen nicht nur von den pigmenthaltigen Teilen, sondern auch von dem pigmentfreien Plasma der Zellen aufgenommen werden, auf das sie eine entsprechende Wirkung ausüben. Da bei den sichtbaren Strahlen von gleicher Intensität auch bei gleicher Bestrahlungsdauer eine schädigende Wirkung auf die Zellen fehlt, so glaubt Hertel, dass die Wirksamkeit der sichtbaren Strahlen nur an das sie absorbierende Pigment geknüpft ist, von dem aus sich die Wirkung erst auf das pigmentfreie Plasma als Reiz geltend macht. Demnach wäre zur Entfaltung der Reizwirkung der sichtbaren Strahlen innerhalb der verwendeten Intensitäten die Vermittlerrolle des Pigmentes unbedingt notwendig.

Da die Pigmentplatten der Chromatophoren von einem dichten Nervenfibrillennetz umgeben sind, wäre es denkbar, dass nicht die kontraktile Grundsubstanz der Zellen, sondern die Nerven durch die vom Pigment aufgenommenen Reize erregt werden, die dann erst eine Kontraktion der Radiärfasern auslösen. Um die Frage zu entscheiden, ob Nervenfasern durch Licht direkt erregt werden können, bestrahlte Hertel den Bauchstrang vom Regenwurm mit ultraviolettem Licht von 280 $\mu\mu$ Wellenlänge, worauf eine deutliche Kontraktion der im Reizbezirk gelegenen Segmente eintrat, der sehr bald eine lebhafte Krümmung des ganzen Tieres folgte. Bei Bestrahlung mit sichtbarem Licht trat kein wahrnehmbarer Reizerfolg ein, was wegen der geringen Absorption des sichtbaren Lichtes durch die Plasmagebilde ohne weiteres erklärlich scheint.

Bestrahlungsversuche am Bauchstrang von *Sipunculus nidus* zeigten, dass bei diesem Versuchsobjekte die sichtbaren und unsichtbaren (ultravioletten) Strahlen gleich wirksam waren. Die histologische Untersuchung ergab nun, dass der Bauchstrang von *Sipunculus* allenthalben mit Pigment durchsetzt ist, das in allen Gewebsbestandteilen aufgefunden wird, während beim Regenwurm das Pigment vollkommen fehlt. Das bräunliche und schwarzbraune Pigment vermittelt bei *Sipunculus* gerade so wie bei Tritonenlarven die Aufnahme der langwelligen Strahlen, wodurch die Möglichkeit gegeben ist, dass diese Strahlen eine Wirkung auf die Nervensubstanz ausüben, die ihnen beim Regenwurm wegen des Pigmentmangels auszuüben unmöglich ist. Die ultravioletten Strahlen dagegen brauchen zur Entfaltung ihrer Wirkung kein Pigment, weil

sie von allen Geweben direkt absorbiert werden. Hertel glaubt damit den Beweis für die Erregbarkeit des Nervensystems durch Licht erbracht zu haben, wenn das Licht entweder direkt oder durch die Vermittlung der Chromatophoren vom Nervengewebe aufgenommen wird.

Nach diesen Beobachtungen über die Reizbarkeit des Nervensystems durch Licht musste nun die Frage entschieden werden, ob die Reizwirkung der Lichtstrahlen auf die Pigmentzellen von den Nervenfasern oder vom kontraktilen Plasma selbst ausgeht. Hertel stellte deshalb Versuche an *Sipunculus* an, dessen Nervensystem durch Atropinisierung ausgeschaltet wurde. An einem atropinisierten Schlundretraktor brachte selbst kräftige Bestrahlung des Bauchstranges keine Kontraktion hervor, während der nicht atropinisierte Retraktor unter den gleichen Versuchsbedingungen prompt reagierte. Bei direkter Reizung des atropinisierten Muskels erwies sich das ultraviolette Licht wirksam, das sichtbare Licht aber unwirksam. Um nun eine genügende Absorption auch für die sichtbaren Strahlen zu erzielen, wurde eine Eosinlösung in den atropinisierten Muskel injiziert, worauf es gelang, auch mit grünem Licht von 518 $\mu\mu$ Wellenlänge Kontraktionen des Muskels zu erzielen, die mit Verstärkung der Belichtungsintensität an Stärke deutlich zunahmen. Bestrahlungsversuche an atropinisierten Loligines zeigten keinen Unterschied gegenüber solchen an nicht atropinisierten Tieren; demnach scheinen bei den Chromatophoren von *Loligo* die zu den Pigmentzellen ziehenden Nervenfasern zur Reizung der Zellen durch Lichtstrahlen nicht nötig zu sein, es muss also der Reiz direkt auf das Plasma der Zellen einwirken, wobei für die langwelligen Strahlen das Pigment selbst die Rolle des Sensibilisators spielt. Es sind demnach die Pigmentzellen durch Licht direkt erregbar, eine Annahme, die von vielen Autoren, namentlich von Steinach auf Grund seiner Versuche bereits früher ausgesprochen worden ist, aber durch Hertel erst vollkommen einwandsfrei bewiesen wurde. Außerdem hat sich aus Hertel's Versuchen ergeben, dass die irritabilen pigmentierten Gewebe durch Licht reizbar sind, wobei die Wirksamkeit des Lichtreizes an kein bestimmtes Spektralgebiet gebunden ist, sondern wesentlich nur von der Stärke der Absorption des Lichtes durch die Gewebe abhängt.

Hertel konnte bei seinen Versuchen an *Loligo* neben der die Pigmentzellen direkt angreifenden Wirkung der Bestrahlung auch noch eine Reizwirkung beobachten, die nur reflektorisch übermittelt worden sein konnte. Die Ausbreitung der Färbung über den ganzen Körper bei *Loligo*, sowie die Fluchtbewegungen, die auch an Tritonenlarven infolge zirkumskripter Bestrahlung der Haut mit ultraviolettem Licht auftraten, sind dahin zu deuten, dass die

ultravioletten Strahlen, welche allein die eben erwähnten Wirkungen ausüben, auch die übrigen Hautnerven der bestrahlten Stelle erregen, die reflektorisch die Verfärbung des ganzen Tierkörpers, sowie die Fluchtbewegungen hervorrufen. Dass beim Zustandekommen dieser Reflexe die Chromatophoren nicht beteiligt sind, geht daraus hervor, dass der gleiche Erfolg eintritt, wenn das ultraviolette Licht auf die pigmentfreien Saugnäpfe von *Loligo* geleitet wird.

Da die Hertel'schen Versuche gezeigt haben, dass das Nervensystem durch ultraviolettes Licht direkt, durch sichtbares Licht indirekt unter Vermittlung des Pigmentes erregbar ist, so brauchen wir für die Wirkung des Lichtes nicht unbedingt eigens an den Lichtreiz angepasster Aufnahmsapparate, Photorezeptoren, sondern motorische als auch sensible Nerven sind durch Licht direkt erregbar. Nach diesen Anschauungen sind die Pigmentflecken der wirbellosen Tiere, welche als Augen, Ocellen gedeutet worden sind, als Stellen anzusehen, wo der Lichtreiz durch genügende Absorption infolge des Pigmentes, auf die Nervensubstanz übertragen wird. Eigene Photierzellen, wie sie Beer annimmt, brauchen gar nicht vorhanden zu sein, da die Nervensubstanz durch das Pigment für die sichtbaren Lichtstrahlen sensibilisiert wird, während das ultraviolette Licht auch ohne Sensibilisator auf die Nerven wirkt.

Auch die Einwirkung des Lichtes auf die glatte Muskulatur der Iris hat Hertel einem eingehenden Studium unterzogen. Zu diesem Zwecke wurden Bestrahlungsversuche an Augen von Kaninchen, Katzen und Fröschen angestellt, deren Sehnerven zuvor durchschnitten worden waren. Bei Kaninchen zeigte sich nach Belichtung der Augen mit Tages- oder Gaslicht keine Verengerung der Pupille, wurde dagegen als Lichtquelle elektrisches Licht gewählt, so konnte schon nach 10—15 Sekunden langer Belichtung eine langsame Verengerung der Pupille beobachtet werden, die bei fortgesetzter Belichtung mehr und mehr zunahm. Bei diesen Versuchen war eine Einwirkung der von der Bogenlampe ausgehenden Wärmestrahlen durch Vorschaltung von Kühlkammern mit Quarzwänden vollständig ausgeschaltet worden. An Katzen, die eine lebhaftere Pupillenreaktion als die Kaninchen haben, waren die geschilderten Versuchsergebnisse noch deutlicher zu konstatieren. Außerdem konnte bei den Versuchen an Katzen gezeigt werden, dass die strahlende Wärme der Bogenlampe die anfänglich durch die Belichtung hervorgerufene Pupillenverengerung verlangsamt, ja dass Wärme von gewissen Intensitäten sogar eine Erweiterung der Pupille herbeiführen kann. Es handelt sich dabei wohl um einen ganz analogen Vorgang, wie bei der Erschlaffung anderer glatten Muskel infolge Wärmeeinwirkung. wie z. B. Erschlaffung des Gefäßmuskel durch Wärme.

Auch an Menschen mit traumatischer Optikusatrophie konnte Hertel beobachten, dass nach Belichtung der Iris mit elektrischem Licht eine Pupillenverengerung eintritt, während sie bei Belichtung mit Gaslicht ausbleibt. Namentlich war deutlich eine lokale Wirkung bei Bestrahlung einer engumschriebenen Stelle der Regenbogenhaut zu sehen.

Die Untersuchung der Pupillenreaktion an Kaninchen mit spektral zerlegtem Licht ergab, dass die Intensitäten der Reizschwellenwerte zunehmen mit Zunahme der Wellenlängen in den einzelnen Spektralbezirken. Versuche an Fröschen lieferten ganz analoge Ergebnisse. Vergleicht man aber die beim Kaninchen zur Reaktion notwendige Gesamtenergie mit der beim Frosch erforderlichen, so ergibt sich, dass beim Kaninchen eine durchwegs größere Energiemenge aufgewendet werden muss als beim Frosch. Aber auch die verschiedenen Wellenlängenbezirke verhalten sich bei den beiden Versuchstieren nicht ganz übereinstimmend. Zur Entfaltung einer Reizwirkung durch Strahlen von kurzer Wellenlänge (ultraviolettes Licht) war bei beiden Tierarten die gleiche, oder wenigstens annähernd die gleiche Energiemenge nötig. Die in den Versuchen beobachteten Größenunterschiede in den Lichtintensitäten erklären sich ohne weiteres durch die größere Dicke der Kaninchenkornea gegenüber jener der Frösche, so dass bei den Kaninchen eine stärkere Lichtabsorption in der Hornhaut stattfindet, wodurch die Intensität der auf die Iris gelangenden Strahlen mehr geschwächt wird als beim Frosch.

Viel bedeutender waren dagegen die Intensitätsunterschiede bei den langwelligen Strahlen; und zwar waren beim Kaninchen ganz beträchtlich höhere Reizintensitäten als Schwellenwerte erforderlich als beim Frosch. Erst gegen das Ende des Spektrums hin, im Orange und Rot kamen sich die Reizschwellenwerte der Intensitäten wieder ganz nahe. Diese Verschiedenheiten der zum Reizerfolg notwendigen Energiemengen erklären sich jedoch durch die Pigmentation der Muskelfasern in der Iris der Frösche, während die Irismuskeln der Kaninchen unpigmentiert sind. Durch das Pigment wurde die Absorption für die sichtbaren Strahlen vom Violett bis zum Grün wesentlich verstärkt, weshalb die Strahlen schon bei geringerer Intensität eine Reizwirkung auf die Froschiris hervorzubringen vermögen. Dagegen absorbiert das Pigment die gelben Strahlen schon weniger und im Orange und Rot ist die Absorption durch das Pigment nur noch sehr schwach. Deshalb müssen in diesen Strahlenbezirken wieder höhere Intensitäten zur Erzielung einer Reizwirkung aufgewendet werden. Dadurch werden die Bedingungen für den Eintritt eines Reizerfolges für die Frosch- und Kanincheniris wieder ganz ähnlich. Die ultravioletten Strahlen werden aber von beiden Irides (Frosch und Kaninchen) gleich stark absorbiert.

Aus diesen eigenartigen Absorptionsverhältnissen der Irides erklärt sich auch ein auffallender Unterschied in der Wirkung von elektrischem Licht einerseits und Tages- und Gaslicht andererseits auf die Iris der Kalt- und Warmblütler. Die Regenbogenhäute der Warmblütler reagieren nur auf die Bestrahlung mit elektrischem Licht, wegen dessen Reichtum an ultravioletten Strahlen, dagegen sind sie unerregbar durch sichtbares, längerwelliges Licht, weil diese Lichter zu wenig von den Irismuskeln absorbiert werden und deshalb in zu geringer Intensität wirksam werden. Die Regenbogenhäute der Kaltblütler reagieren aber wegen ihres Pigmentgehaltes in den Muskelfasern, der sensibilisierend wirkt, auch auf das längerwellige sichtbare Tageslicht. Hertel's Versuche haben also den stringenten Beweis dafür erbracht, dass auch die Irismuskeln direkt ohne Nerveneinfluss auf Licht reagieren, sie haben damit eine Angabe Steinach's, die allerdings nach den von Steinach angestellten Versuchen nicht zweifellos feststand, vollkommen exakt bestätigt.

Nach all den reichen und überaus interessanten Ergebnissen der vergleichend-physiologischen Versuche von Hertel kann es wohl keinem Zweifel unterliegen, dass die Hertel'schen Untersuchungen eine wesentliche und vor allem exakte Bereicherung unserer Erkenntnis von der Einwirkung des Lichtes auf die lebenden Zellen darstellen.

R. F. Fuchs (Erlangen).

Deutscher Verein für öffentliche Gesundheitspflege.

Die diesjährige Jahresversammlung des Vereins wird in den Tagen vom 11. bis 14. September in Bremen stattfinden.

Folgende Verhandlungsgegenstände sind in Aussicht genommen:

1. *Verbreitungsweise und Bekämpfung der epidemischen Genickstarre.*
   Referent: Geh. Medizinalrat Prof. Dr. Flügge (Breslau).
2. *Wie hat sich auf Grund der neueren Forschungen die Praxis der Desinfektion gestaltet?*
   Referent: Prof. Dr. Tjaden (Bremen).
3. *Die Mitwirkung der Krankenkassen auf dem Gebiete der öffentlichen Gesundheitspflege.*
   Referent: Sanitätsrat Dr. Mugdan, M. d. R. (Berlin).
4. *Die Gartenstadt.*
   Referent: Prof. Dr. C. I. Fuchs (Freiburg i. Br.).
5. *Der moderne Krankenhausbau vom hygienischen und wirtschaftlichen Standpunkte.*
   Referenten: Prof. Dr. Lenhartz (Hamburg) und Baurat F. Ruppel (Hamburg).

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark. Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

XXVII. Bd. 15. August 1907. № 17.

Beiträge zur Biologie der Pflanzenläuse, Aphididae Passerini.

Von A. Mordwilko,

Privatdozent a. d. Universität St. Petersburg.

Die zyklische Fortpflanzung der Pflanzenläuse. I. Die Heterogonie im allgemeinen und bei den Pflanzenläusen im speziellen[1]).

Die Pflanzenläuse saugen an verschiedenen, sowohl oberirdischen als auch unterirdischen Teilen von Phanerogamen; dabei können ihre geflügelten und ungeflügelten parthenogenetischen Weibchen zu verschiedenen Zeiten und unter verschiedenen Bedingungen leben und es können bald die einen, bald die anderen vorherrschen. Die Individuen der zweigeschlechtigen Generation treten bei den meisten Pflanzenläusen gegen das Ende der Vegetationsperiode der Gewächse auf, d. h. gegen Ende des Sommers und bei Eintritt des Herbstes sowie während dieses letzteren, bei einigen Formen der Pflanzenläuse dagegen im Frühjahr; durch diese Individuen wird der Generationszyklus abgeschlossen.

1) Dieser Abschnitt bildet gewissermaßen ein Referat der einzelnen Teile meiner großen Arbeit über die Pflanzenläuse: „Zur Biologie und Morphologie der Pflanzenläuse. II. Teil. (Horae Societ. Entomol. Ross., Bd. 33, 1901, Russisch); es sind dabei nur geringe Abänderungen vorgenommen worden.

Viele Arten von Pflanzenläusen rufen durch ihr Saugen ein Schrumpfen, Aufrollen, Falten und verschiedene andere Arten von Deformationen der Blätter und ihrer Stiele hervor, seltener der Spitzen der Triebe und anderer Pflanzenteile. Bisweilen treten die Deformationen der Blätter und Blattstiele in Gestalt bestimmter, für die einzelnen Pflanzenlausarten charakteristischer Gallenbildungen auf. Allein alle verschiedenen Gallen können auf einen einzigen Typus zurückgeführt werden, und zwar auf eine Wucherung — in einem beliebigen Bezirk des Blattes oder Blattstieles, seltener eines Triebes (*Pemphigus bursarius* L.) — der Pflanzengewebe in nur einer Richtung, der Fläche, woher denn auch sackartige Ausstülpungen von verschiedener Gestalt zur Entstehung gelangen[1]).

1) So saugt z. B. unter den Blättern des roten Johannisbeerstrauches (*Ribes rubrum*) die Pflanzenlaus *Myzus ribis* L., welche durch ihr Saugen die Bildung verhältnismäßig großer, unregelmäßig gestalteter, blasenförmiger Vorwölbungen des Blattes hervorruft, welche außen (d. h. an der oberen Fläche) von blassgelber bis roter Farbe sind. Diese Vorwölbungen entstehen auf die Weise, dass die Blattspreite an denjenigen Stellen, wo Gruppen von Läusen saugen, in der Fläche stärker als die umgebenden Blatteile anwächst und sich infolgedessen nach oben vorstülpt. Würden die Vorwölbungen unten nicht so weit offen sein, oder mit anderen Worten — würde der ursprüngliche Bezirk der Wucherung der Blattspreite (in der Fläche) von nur sehr geringem Umfang sein —, so hätten wir schon eine typische Galle vor uns. So bieten die sackförmigen Gallen von *Tetraneura ulmi* (ähnliche Gallen bringt auch *T. caerulescens* hervor) auf den Blättern der Ulme (*Ulmus campestris*) eine Erscheinung dar, welche im Grunde genommen denselben Typus repräsentiert, wie die Vorwölbungen auf den Blättern von *Ribes rubrum*. Die *Fundatrices*-Larven von *T. ulmi* beginnen an der unteren Oberfläche der sich erst entfaltenden oder junger Blättchen der Ulme zwischen deren seitlichen Adern zu saugen. An der Saugstelle beginnt die Blattspreite stärker zu wachsen als an den umgebenden Teilen und stülpt sich nach oben vor, wodurch eine Art von kleinen Säckchen entsteht, welche unten offen sind und in deren Innern die *Fundatrices*-Larven ihr Saugen fortsetzen: Mit der Zeit wächst der vorgestülpte Teil der Blattspreite in seinem oberen Teil stärker als in seinem unteren und die untere Öffnung schließt sich sogar vollständig, so dass schließlich eine Galle gebildet wird, welche die Gestalt eines gestielten, an der Oberseite des Blattes sitzenden Säckchens aufweist; innerhalb dieses Säckchens gelangt die *Fundatrix* sowie die von ihr hervorgebrachte Nachkommenschaft zur Entwickelung. Zu der Zeit, wo diese (geflügelte) Nachkommenschaft die Galle verlässt, öffnet sich diese letztere spaltförmig über ihrem gestielten Teil, im gegebenen Falle demnach nicht an der Stelle der ursprünglichen Gallenöffnung. In den meisten Fällen jedoch öffnen sich die Gallen gerade da, wo sich ihre ursprüngliche Öffnung befand, so z. B. verschiedene Gallen an Pappeln. Die Gallen von *Pemphigus bursarius* L. treten an Trieben der Schwarzpappel und der Pyramidenpappel (*Populus nigra* und *P. pyramidalis*) in Gestalt eines Ringwulstes auf, welcher die Larve der *Fundatrix* umgibt; der Wulst wächst zu einem Säckchen aus, welches bisweilen eine ziemlich bedeutende Größe erlangt (z. B. diejenige einer Walnuss), während seine ursprüngliche Öffnung zuwächst.

In ähnlicher Weise bilden sich auch die Gallen von *P. pyriformis* Licht. an den Blattstielen der gleichen Pappelarten. Etwas eigenartiger sind die Gallen von *Pemphigus spirothecae* Pass. und *P. protospirae* Licht. auf den Blattstielen der genannten Pappelarten: die Blattstiele werden etwas breiter und drehen sich gleichzeitig spiralförmig, wobei die Ränder der einzelnen Windungen sich leicht aneinander

Viele Arten von Pflanzenläusen werden von Ameisen aufgesucht, welche ihre süßen flüssigen Exkremente auflecken[1]).

In bezug auf ihre Lebensweise zeigen die Pflanzenläuse sehr große Verschiedenheit. Betrachten wir zunächst die Eigentümlichkeiten ihrer zyklischen Fortpflanzung. Nach ihrer Geburt, oder — in anderen Fällen — nach ihrem Ausschlüpfen aus dem Ei, wachsen die Pflanzenläuse verhältnismäßig rasch heran, wobei sie 4, die flügellosen Phylloxerinae dagegen nur 3 Häutungen durchmachen, und beginnen oft bereits nach 8—15 Tagen ihrerseits Junge zur Welt zu bringen, oder in anderen Fällen Eier abzulegen.

Die parthenogenetischen Weibchen der *Phylloxerinae* legen Eier ab. Die von den parthenogenetischen Weibchen der Eichen-*Phylloxera* (*Ph. quercus* Boyer de F.) abgelegten Eier entwickeln sich nach den Beobachtungen von Balbiani innerhalb 8—10 Tagen. Einen großen Einfluss auf die rasche Entwickelung der Pflanzenläuse hat die Temperatur. So begannen die parthenogenetischen Weibchen bei den Versuchen von Bonnet (1743) an *Aphis plantaginis*, welche am 9. Juli angefangen und bis zu den letzten Tagen des Septembers fortgesetzt wurden, ihre Jungen am 9. bis 12. Tag zur Welt zu bringen, während ein in einem am Ofenrohr stehenden Kästchen gehaltenes Individuum der 9. Generation das erste Junge bereits am 7. Tage ablegte[2]). Die Reblaus (*Phylloxera vastatrix* Planch.) beginnt ebenfalls ihre Eier am 9. bis 16. Tage abzulegen.

Nachdem sie ihre Reife erlangt haben, gebären die parthenogenetischen Weibchen der Pflanzenläuse im Verlauf ihres weiteren, 2—3 Wochen und noch mehr andauernden Lebens, im Durchschnitt 2—3 und bis zu 4 Junge täglich. Indessen enthalten die von der

---

legen, so dass innerhalb der Windungen eine nach außen abgeschlossene Höhlung von unregelmäßiger Gestalt gebildet wird, in welcher die *Fundatrix* mit ihrer Nachkommenschaft eingeschlossen ist.

Die *Chermes*-Arten rufen auf der Fichte (*Picea excelsa*) die sogen. zusammengesetzten Gallen hervor. Nachdem die Larven der *Fundatrices* auf den Knospen der Fichte oder unterhalb derselben überwintert haben, beginnen sie an diesen Stellen zu saugen, so dass die Knospenachse sehr verkürzt bleibt, während gleichzeitig die infolge der Achsenverkürzung einander genäherten Nadeln ein schuppenartiges Aussehen annehmen. Die Schüppchen legen sich dachziegelförmig übereinander, und zwar in der Weise, dass sich unter einer jeden Schuppe eine besondere Höhlung bildet, in welcher die Entwickelung der Larven vor sich geht, welche aus den von der *Fundatrix* abgelegten Eiern ausgeschlüpft sind. Auf die Bildung einer zusammengesetzten Galle wird nicht selten ein ganzer Trieb verwendet, bisweilen aber nur dessen basaler Teil, während der obere Teil der Knospe zu einem gewöhnlichen Trieb mit normalen Nadeln auswächst. Zu der Zeit, wo innerhalb der Höhlungen in den Gallen die Nymphen und geflügelten Weibchen zur Entwickelung gelangen, beginnen die Schuppen der zusammengesetzten Galle voneinander abzustehen, so dass die von ihnen begrenzten Höhlungen oder Zellen sich nach außen öffnen.

1) Mordwilko, A. Biol. Centralbl. Bd. XXVII, Nr. 7, 1907, pp. 212ff.

2) Bonnet, Ch. Oeuvres d'histoire naturelle et de philosophie T. I. Traité d'insectologie. 1779, pp. 67—89, 155—165; siehe auch pp. 37—47, 56—59.

einen Pflanze (der Hauptpflanze) auf andere (Zwischenpflanzen) herüberfliegenden geflügelten Weibchen bei den meisten migrierenden Arten der *Pemphiginae* sowie bei einigen *Phylloxerinae*, schon zur Zeit ihrer Entwickelung nur vollständig entwickelte Larven, welche sie fast ununterbrochen eine nach der anderen ablegen; so gebar z. B. ein migrierendes geflügeltes Weibchen von *Schizoneura lanuginosa* Hart., nach meinen eigenen Beobachtungen im Verlauf einer halben Stunde 28 Larven. In allen übrigen Fällen aber gelangen die Eier der Pflanzenläuse nur allmählich zur Entwickelung.

Bei verhältnismäßig niederer Temperatur wird nicht nur die Entwickelung der Läuse verlangsamt, sondern es geht auch die Geburt der Jungen oder die Ablage der Eier bedeutend langsamer vor sich. Während der warmen Jahreszeit erreichen z. B. die parthenogenetischen Weibchen von *Siphonophora rosae* L. nach H. Kessler innerhalb 14 und sogar 12 Tagen ihre volle Entwickelung und die Fähigkeit, Junge zur Welt zu bringen; allein ein Weibchen, welches am 21. Dezember geboren war und im Zimmer aufgezogen wurde, brachte ihr erstes Junge erst am 23. Januar, d. h. nach 4 Wochen zur Welt, darauf bis zum 5. Februar nur 6 weitere Junge, während das nächste am 11. Februar geboren wurde; im Ganzen hatte dieses Weibchen bis zum 20. März gelebt, d. h. im ganzen 3 Monate[1]). Ähnliche Beobachtungen waren schon früher von J. F. Kyber angestellt worden[2]).

Bei genügend niederer Temperatur verfallen die Pflanzenläuse in einen Zustand der Erstarrung, in welchem sie einen mehr oder weniger langen Zeitraum hindurch verbleiben können. So beginnen die noch keine Häutung durchgemacht habenden Larven der Reblaus, indem sie in Erstarrung verfallen, schon bei einer Temperatur von 8—10° C. ihre Überwinterung, obgleich sie bei der gleichen Temperatur im Frühling auch wieder erwachen[3]).

Auf den Knospen der Fichte, auf der Rinde der Lärche, der Ceder und anderer Nadelhölzer sowie auf den Nadeln der Weißtanne überwintern Larven von *Chermes*-Arten, welche sich noch nicht gehäutet haben. An den Wurzeln von Pflanzen überwintern Larven sowie überhaupt junge parthenogenetische Weibchen von *Trama*, *Pentaphis*, *Tetraneura boyeri* Pass. = *T. zeae maydis* Dufour, *T. coerulescens* Pass., *Aploneura lentisci* Pass. und andere Arten von Pflanzenläusen.

1) Kessler, H. Notizen zur Lebensgeschichte der Rosenblattlaus, *Aphis rosae* L. Kassel 1886, p. 10—11.

2) Kyber, J. F. Einige Erfahrungen und Bemerkungen über Blattläuse. Germars Magazin für Entomologie. T. I, 2. Th., 1815, pp. 1—39.

3) Verschiedene Daten über die Wirkung der Temperatur auf Pflanzenläuse und über Bedingungen der Temperatur finden sich in meiner Arbeit: Zur Biologie und Morphologie der Pflanzenläuse, T. II, pp. 139—225.

Schon aus dem bereits Gesagten geht hervor, dass im Verlauf der Vegetationsperiode der Gewächse, während derer allein die Pflanzenläuse leben und sich vermehren können, mehrere Generationen dieser Insekten zur Entwickelung gelangen, wobei sich in ein und derselben Kolonie natürlich Individuen verschiedener Generationen miteinander vermischen können.

In einer Gruppe der Pflanzenläuse, und zwar in der Unterfamilie der *Phylloxerinae*, legen die parthenogenetischen Weibchen, gleich den geschlechtlichen, Eier ab, wogegen diese Weibchen in den Unterfamilien der *Aphidinae* und *Pemphiginae* lebende Junge gebären, während die geschlechtlichen Weibchen Eier ablegen. In den Fällen des Lebendiggebärens wird die Zeit, welche sonst für die Bildung des Eies und die Anhäufung von Nährmaterial in demselben notwendig ist, voll und ganz auf die Entwickelung des Eies und auf das Wachstum verwendet. Aus diesem Grunde schon sind die lebendigggebärenden Pflanzenläuse zu einer rascheren Fortpflanzung befähigt. Die Anfangsstadien in der Entwickelung der Erscheinung des Lebendiggebärens erblicken wir bereits bei einigen *Phylloxerinae*. So wird z. B. bei *Chermes abietis* Kalt. das Blastoderm nach Cholodkovsky[4]) schon zu der Zeit gebildet, wo die Eier sich noch in den Eiröhren befinden, während dasselbe bei anderen Formen erst nach der Eiablage zur Bildung gelangt.

Die Individuen der zweigeschlechtigen Generation, Weibchen und Männchen, treten gewöhnlich gegen den Schluss der Vegetationsperiode auf, d. h. am Ende des Sommers und im Herbst, allein die geschlechtlichen Individuen erscheinen — bei einigen Formen normalerweise (Gatt. *Chermes*, *Pemphigus*-Arten auf *Pistacia*), bei anderen nur als Ausnahme (*Cladobius melanoxanthus* Buct.[1]), *Aphis saliceti* Kalt.[2]) — auch gegen das Ende des Frühjahrs oder im Anfang des Sommers, obgleich nebenbei auch parthenogenetische Weibchen weiter existieren und sich fortpflanzen. Nach den Beobachtungen von Kyber erscheinen auf krautartigen Gewächsen,

---

4) Cholodkovsky, N. Über den Lebenszyklus der *Chermes*-Arten etc. Biol. Centralbl. Bd. XX, Nr. 8, p. 267.

1) De Geer beobachtete *Sexuales* dieser Art (i. J. 1753) bereits Mitte Juni. Ich habe dagegen in Warschau (z. B. i. J. 1904) Sexuales nur Ende August und im September beobachtet, wobei die Weibchen ihre Eier an den Knospen der Weide ablegten.

2) Bei dieser Art von Pflanzenläusen beobachtete ich ein Jahr in der Umgebung von Warschau Sexuales neben parthenogenetischen Weibchen bereits am 20. Mai, ein anderes Jahr (1906) im Gouvernement Pskov — Ende Juni und Anfang Juli. Die geschlechtlichen Weibchen legten nach der Kopulation ihre Eier vorzugsweise an die Seiten der Weidenknospen. Erst einige Tage darauf wurden die gelben Eierchen schwarz (Bildung des Blastoderms), allein im Verlauf von 3 Wochen konnte ich das Ausschlüpfen der Larven nicht beobachten, und nach dieser Zeit musste ich abreisen und meine Beobachtungen einstellen.

welche frühzeitig eintrocknen und hart werden, Männchen und Weibchen bereits Mitte Sommer[1]).

Bei zwei auf Trieben und Zweigen von Fichten lebenden *Lachnus*-Arten — *Lachnus pinicola* Kalt. (= *hyalinus* Koch, Cholodk.) und *L. piceicola* Cholodk. — kann die geschlechtliche Generation schon von Mitte Juni bis Anfang Juli beobachtet werden, obgleich gleichzeitig auch lebendiggebärende Weibchen vorkommen[2]). Bei der Eichen-*Phylloxera* (*Ph. quercus*) beobachtete Dreyfus Sexuparae und Sexuales ebenfalls von Ende Juni bis zum September[3]).

Bei allen Pflanzenläusen sind die geschlechtlichen Weibchen ungeflügelt, in den Unterfamilien der *Phylloxerinae* und *Pemphiginae* — auch die Männchen; in der Unterfamilie der *Aphidinae* dagegen sind die Männchen bei den einen Arten ungeflügelt, bei anderen geflügelt, bei dritten endlich bald geflügelt, bald ungeflügelt, wie z. B. bei *Aphis mali* Fabr., *Chaitophorus populi* L., *Cladobius populeus* Kalt. Bei der Gattung *Phylloxera* und, mit gewissen Ausnahmen (*Schizoneura corni*, Gatt. *Vacuna*), auch bei der Unterfamilie der *Pemphiginae* entbehren die Sexuales des Rüssels und des Darms, obgleich die Zahl der Häutungen bei ihnen eine normale ist; ein Rüssel fehlt auch bei den ungeflügelten Männchen der Gattung *Stomaphis*.

Nach der Geburt, in anderen Fällen nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei, häuten sich fast alle Pflanzenläuse viermal und nur die ungeflügelten Individuen der *Phylloxerinae* machen bloß 3 Häutungen durch. Bei der Entwickelung eines geflügelten Individuums aus der Larve treten bereits nach der zweiten Häutung die seitlichen Teile des Mesothorax nach außen vor und nach der dritten Häutung zeigen sich richtige Flügelanlagen am Meso- und Metathorax und wir haben es dann mit Nymphen zu tun; nach der vierten Häutung erhält das Individuum wirkliche Flügel. In der Unterfamilie der *Aphidinae* tritt nach der vierten Häutung sowohl bei geflügelten wie auch bei ungeflügelten Individuen das sogen. Schwänzchen auf, d. h. ein Vorsprung des letzten Abdominalsegments oberhalb der Afteröffnung. Nach diesem Merkmal kann man denn auch erwachsene ungeflügelte Individuen von den noch nicht entwickelten unterscheiden, welche hier allgemein, wenn auch mit Unrecht, als Larven (larvae) bezeichnet werden. Bei den viviparen Pflanzen-

1) Kyber, J. F. Einige Erfahrungen und Bemerkungen über Blattläuse. Germar's Magazin der Entomologie. T. I, 2. Th., 1815, p. 32.

2) Cholodkovsky, N. Zur Kenntnis der auf der Fichte (*Picea excelsa* Lk.) lebenden *Lachnus*-Arten. Zool. Anz. 1896, Nr. 499. — Beiträge zu einer Monographie der Koniferenläuse. 2 Th., Horae Societ. Entomol. Rossicae, T. XXXI, 1898, pp. 624—630.

3) Dreifus, L. Neue Beobachtungen bei den Gattungen *Chermes* L. und *Phylloxera* Boyer. Zool. Anz. 1889, Nr. 299 u. 300.

läusen werden die Jungen bisweilen noch in der Eihülle eingeschlossen zur Welt gebracht, von welcher sie sich erst nach der Geburt befreien. Diese Erscheinung hat natürlich nichts mit einer Häutung zu tun, obgleich sie von einigen Autoren als die erste Häutung angesehen wird.

Aus den befruchteten Eiern schlüpfen nur bei den *Chermes*-Arten normalerweise in demselben Jahre noch Larven der *Fundatrices* aus, worauf diese Larven dann überwintern. Aber sogar bei den *Pemphigus*-Läusen auf *Pistacia*, bei welchen die Sexuales ebenfalls am Anfang des Sommers auftreten, überwintern die Eier. Aus den befruchteten (normalerweise überwinternden) Eiern entwickeln sich bei allen Pflanzenläusen (mit Ausnahme von *Drepanosiphum platanoides* Schr. und vielleicht auch den anderen Arten dieser Gattung) ungeflügelte parthenogenetische Weibchen, welche sich von den ungeflügelten Weibchen der nachfolgenden Generation mehr oder weniger unterscheiden und als *Fundatrices* bezeichnet werden. Die Sinnesorgane, wie die Antennen mit den hellgefärbten Riechgrübchen und Härchen und die Augen, ebenso die Beine als Organe der Fortbewegung, sind bei den erwachsenen *Fundatrices* meist weniger gut entwickelt als bei den ungeflügelten Weibchen der folgenden Generationen. So sind z. B. die Antennen der *Fundatrices* nicht nur kürzer als bei den parthenogenetischen Weibchen der folgenden Generationen, sondern sie bestehen auch häufig, und bei den *Pemphiginae* fast immer, aus einer geringeren Anzahl von Gliedern. Die Augen bestehen bei den *Fundatrices* der *Pemphiginae* aus nur 3 Facetten, während die ungeflügelten Weibchen der folgenden Generationen gewöhnlich reich facettierte Augen besitzen; die Augen der *Fundatrices* aus der Unterfamilie der *Aphidinae* besitzen zwar viele Facetten, sind aber ihren Dimensionen nach kleiner als die Augen der übrigen ungeflügelten Weibchen. Im Zusammenhang mit einer derartigen Verkümmerung der Organe der Sinne und der Fortbewegung bei den *Fundatrices* steht eine mehr oder weniger erhöhte Reproduktionsfähigkeit.

Bei *Dr. platanoides* sind alle parthenogenetischen Weibchen geflügelt, allein die *Fundatrices*, welche Ende April an den jungen Blättchen und deren Stielen sowie an den Spitzen der jungen grünen Triebe von *Acer pseudoplatanus* auftreten, haben einen grünlichen Hinterleib mit schwarzen Querstreifen, während die geflügelten Weibchen der folgenden Generationen keine dunklen Streifen auf dem Hinterleib besitzen. Ende August und im September treten jedoch wiederum geflügelte parthenogenetische Weibchen mit dunklen Querstreifen auf dem Hinterleib auf.

Aus den Larven der zweiten Generation entwickeln sich bei einigen Arten von Pflanzenläusen, — z. B. bei vielen *Pemphiginae*, den *Chermes*-Arten, welche Gallen auf der Fichte hervorbringen,

in den meisten Fällen bei *Aphis piri* Koch und häufig bei *Schizoneura corni* Fabr. — ausschließlich geflügelte Weibchen; bei anderen Arten dagegen entwickeln sich aus den Larven der 2. Generation fast nur, oder sogar ausschließlich ungeflügelte parthenogenetische Weibchen, so z. B. den auf *Pistacia* lebenden Pemphiginen bei *P. spirothecae* u. a. m.; bei vielen Arten endlich entwickeln sich in der 2. Generation sowohl geflügelte wie auch ungeflügelte parthenogenetische Weibchen.

In den folgenden Generationen können sich geflügelte Weibchen neben ungeflügelten entwickeln, allein bisweilen erfolgt eine ganze Reihe von Generationen ausschließlich oder fast ausschließlich ungeflügelter parthenogenetischer Weibchen, wie z. B. bei *Lachnus nudus* De Geer (im Sommer), *Phorodon humuli* Schr. auf dem Hopfen, *Chaitophorus lyropictus* Koch, *Phyllaphis fagi* L., *Tetraneura caerulescens* Pass. (auf den Wurzeln von Gramineen) u a. m. Bei *Phylloxera vastatrix* Planch. auf den Blättern der Weinrebe entwickeln sich nur ungeflügelte parthenogenetische Generationen, auf deren Wurzeln hingegen treten die geflügelten Weibchen (Sexuparae) erst am Ende des Sommers und im Herbst auf.

Bei vielen Pflanzenläusen verteilt sich der Zyklus der Generationen auf Pflanzen zweier Kategorien, die sogen. Hauptpflanzen, als welche die oberirdischen Teile der Holzpflanzen zu betrachten sind, und die Zwischenpflanzen, meist verschiedene Teile von Kräutern, seltener dagegen Wurzeln von Holzgewächsen. In diesem Falle beginnt die Entwickelung der Pflanzenläuse auf den Hauptpflanzen. Die in der 2. oder 3., bisweilen auch den darauffolgenden Generationen zur Entwickelung gelangenden geflügelten Weibchen fliegen jedoch am Ende des Frühjahrs auf die Zwischengewächse, wo sie mehrere parthenogenetische Generationen entstehen lassen. Zum Ende des Sommers und im Herbst entwickeln sich auf den Zwischengewächsen besondere geflügelte parthenogenetische Weibchen, welche auf die Hauptgewächse zurückkehren und dort entweder eine zweigeschlechtige Generation (*Pemphiginae*, *Phylloxerinae*) oder geschlechtliche Weibchen allein hervorbringen (*Aphidinae*). In diesem letzteren Falle entwickeln sich dann auf den Zwischengewächsen geflügelte Männchen, welche selbständig auf die Hauptgewächse herüberfliegen. Diejenigen parthenogenetischen Weibchen, welche nur geschlechtliche Individuen hervorbringen, werden Sexuparae genannt; dieselben sind bald geflügelt, bald ungeflügelt, bei den migrierenden *Pemphiginae* und *Phylloxerinae* jedoch nur geflügelt.

Bei den migrierenden Pflanzenläusen entwickeln sich auf den Zwischengewächsen ungeflügelte parthenogenetische Weibchen, welche sich von den im Frühjahr und im Anfang des Sommers auf den Hauptpflanzen entwickelten ungeflügelten Weibchen in mehr oder

minder beträchtlichem Grade unterscheiden. Bisweilen sind auch die geflügelten Weibchen von einander verschieden. Dieser Umstand hat häufig Anlass dazu gegeben, dass die Generationen von Pflanzenläusen auf Zwischengewächsen als selbständige Arten beschrieben wurden. So ist z. B. *Aphis avenae* Fabr. nur eine auf den Zwischengewächsen lebende Form von *A. padi* Kalt., *A. farfarae* Koch — von *A. piri* Koch, *A. ranunculi* Kalt. — von *A. crataegi* Kalt.[1]), *Schizoneura venusta* Pass. — von *Sch. corni* Fabr., *Tetraneura caerulescens* Pass. — von *Tetraneura ulmi* De Geer, *Pemphigus ranunculi* Kalt. — von *P. affinis* Kalt.[2]), *P. filaginis* Boyer de F. — von *P. ovato-oblongus* Kessler[3]), die Wurzellaus des Weinstocks (*Rhizaphis vastatrix* Planch.) — von der Blatt-Reblaus, der gallenbildenden Reblaus (*Pemphigus vitifoliae* A. Fitsch), *Ch. hamadryas* Koch (Lärche) — von *Chermes strobilobius* Kalt. (Fichte).

Bei einigen Arten von Pflanzenläusen treten zwar am Ende Sommers und im Herbst auf den Zwischengewächsen geflügelte *Sexuparae* auf, welche dann auf die Hauptgewächse überfliegen, allein es entwickeln sich neben diesen auch ungeflügelte parthenogenetische Weibchen und die Larven und jungen Weibchen überwintern dann auf diesen Zwischengewächsen, worauf sie im Frühjahr erwachen und von neuem eine ganze Reihe parthenogenetischer Generationen entstehen lassen. Eine derartige Erscheinung ist für *Tetraneura ulmi*, *T. caerulescens*, *P. ranunculi* Kalt. (eine Zwischenform *P. affinis* Kalt.), *Phylloxera vastatrix* (auf den Wurzeln der Weinrebe überwintern noch nicht gehäutete Larven) sowie für einige *Chermes*-Arten festgestellt worden.

Auf diese Erscheinungen wird in dem Abschnitt über die Migrationen der Pflanzenläuse näher eingegangen werden. Wir wollen nunmehr zu der Frage übergehen: Bei welchen Lebensbedingungen entwickeln sich diese oder jene Formen von Individuen bei den Pflanzenläusen?

Gewichtige Gründe sprechen für die Annahme, dass der ursprüngliche Zustand der Pflanzenläuse, als bei diesen noch ausschließlich die amphigone Fortpflanzungsweise herrschte, ein geflügelter war. Bei den gegenwärtig lebenden Pflanzenläusen erweist sich die geflügelte Form als die beständigste, während die ungeflügelte Form außerordentlich starken Veränderungen unterworfen ist, und zwar nicht nur für die Gruppen, sondern sogar in bezug auf die einzelnen Arten. Bei den geflügelten Individuen hingegen weisen die Fühler, die Augen, die Beine und vor allem die Flügel mit ihrer Nervatur einen allen gemeinsamen Bauplan auf.

1—3) Auf Grund meiner noch nicht veröffentlichten Beobachtungen und Versuche.

Da nun die verschiedenen Arten von Pflanzenläusen im allgemeinen unter außerordentlich verschiedenartigen Existenzbedingungen leben, so sprechen die übereinstimmenden Züge im Bau der geflügelten Individuen und namentlich ihrer Flügel zugunsten eines erblichen Charakters (sowohl der Flügel als auch der übrigen Organe), welcher von jener Zeit herstammt, wo sich die ganze Mannigfaltigkeit im Bau der Pflanzenläuse nur auf geflügelte Formen beschränken konnte. Im Gegensatz zu der geflügelten, zeigt sich die ungeflügelte Form als ausserordentlich variabel nach den einzelnen Gattungen und Arten, was sich zweifellos nur dadurch erklären lässt, dass sich gerade die ungeflügelte Form besonders gut an verschiedenartige Lebensbedingungen angepasst hat. Die grösste Abweichung in ihrem Bau zeigen die erwachsenen ungeflügelten parthenogenetischen Weibchen der Gattung *Cerataphis* Licht. (*Hormaphis*, *Hamamelistes*), welche früher sogar zu den Cocciden gerechnet wurden.

In Anbetracht der verschiedenen Beständigkeit bei der geflügelten und der ungeflügelten Form der Pflanzenläuse, kommt gerade der ersteren ein besonderer Wert bei der Feststellung der systematischen Stellung einer gegebenen Pflanzenlausform zu, was denn auch in der Tat bei der Bestimmung neuer Arten deutlich zu Tage tritt, wenn deren geflügelte Individuen unbekannt sind.

Es gibt noch einen weiteren Umstand, welcher darauf hinweist, dass ursprünglich auch die Sexuales der Pflanzenläuse mit Flügeln ausgestattet waren. Bei allen geschlechtlichen Weibchen steht der unpaare genitale Ausführgang mit paarigen Schmierdrüsen und einem unpaaren gestielten Receptaculum seminis in Verbindung. In Beziehung zu der Befruchtung der geschlechtlichen Weibchen durch die Männchen steht nur das Receptaculum seminis, worauf seinerzeit schon Claus[1]) und Will[2]) hingewiesen haben; die Schmierdrüsen haben nur auf die Eiablage Bezug. Den parthenogenetischen Weibchen der *Aphidinae* und *Pemphiginae* fehlt beides: das Receptaculum seminis, da sie nicht von Männchen befruchtet werden, die Schmierdrüsen, — da sie lebende Junge zu Welt bringen. Die parthenogenetischen Weibchen der *Phylloxerinae* dagegen, und zwar sowohl die ungeflügelten wie auch die geflügelten, sind sowohl mit diesen wie mit jenem ausgerüstet.

Wenn aber die Schmierdrüsen bei ihnen eine Rolle während der Eiablage spielen, so erweist sich hingegen das Receptaculum seminis als ein von einfachen geschlechtlichen Weibchen, welche von Männchen befruchtet werden, vererbtes Organ[3]).

---

1) Claus, C. Beobachtungen über die Bildung des Insekteneies. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XIV, 1864, p. 42.

2) Will, L. Zur Bildung des Eies und des Blastoderms bei den viviparen Aphiden. Arb. des zool. zootom. Instituts in Würzburg, Bd. VI, 1883.

3) Dafür, dass das unpaare, gestielte, bei den Weibchen der *Phylloxerinae*

Dieser Umstand weist natürlich darauf hin, dass bei den Pflanzenläusen ursprünglich auch geflügelte geschlechtliche Weibchen vorhanden waren. Wenn nun die geschlechtlichen Weibchen geflügelt waren, so mussten es auch die Männchen sein, da sie sonst nicht im stande gewesen wären die Weibchen mit Erfolg aufzusuchen[2]).

Die ungeflügelten parthenogenetischen Weibchen der Pflanzenläuse sind, wie wir annehmen müssen, nur durch Anpassung an eine mehr vollständige Utilisierung günstigerer Ernährungsbedingungen entstanden, indem ein flügelloses Weibchen, welches es nicht nötig hat einen Teil des plastischen Materials auf die Bildung der Flügel und der mit ihnen verbundenen Brustmuskulatur zu verwenden, unzweifelhaft eine grössere Nachkommenschaft hervorbringen kann, als ein geflügeltes Weibchen von selbst annähernd gleichen Dimensionen. Und in der Tat ist seine Produktivität eine größere. Günstige Ernährungsbedingungen können sich jedoch für irgend welche Lebewesen erst dann geltend machen, nachdem der Organismus dieses Lebewesens sich infolge der Wirkung der natürlichen Auslese am besten an gewisse gegebene Ernährungsbedingungen angepasst hat.

Allein mit dem Auftreten der ungeflügelten Form von parthenogenetischen Weibchen trat bei den Pflanzenläusen auch eine Arbeitsteilung zwischen den beiden Formen parthenogenetischer Weibchen ein und im Zusammenhang hiermit verstärkt sich auch der morphologische Unterschied zwischen ihnen. Infolgedessen mussten auch die ursprünglichen geflügelten parthenogenetischen Weibchen eine mehr oder weniger bedeutende Abänderung erleiden.

Die Arbeitsteilung konnte nun in folgender Weise vor sich gehen, was in Wirklichkeit denn auch der Fall war. Bei dem Eintrocknen der Gewächse oder überhaupt bei einer Verschlimmerung

---

hinter den Schmierdrüsen nach außen mündende Organ bei den geschlechtlichen Weibchen in der Tat als Receptaculum seminis funktioniert, sprechen die direkten Beobachtungen Blochmann's an *Chermes abietis* (Biol. Centralbl. VII, 1887). In morphologischer Hinsicht dagegen ist dieses Organ eine unzweifelhafte Samentasche. Ich betone diesen Umstand im Gegensatz zu den Angaben von Cholodkovsky (Biol. Centralbl. Bd. XX, Nr. 8, 1900).

2) Es mag hier noch darauf hingewiesen werden, dass von den drei Unterfamilien — den *Phylloxerinae, Pemphiginae* und *Aphidinae* — die *Phylloxerinae* es sind, welche der Stammform der Pflanzenläuse am nächsten stehen. Ebenso wie die zweigeschlechtige Fortpflanzungsweise die ursprüngliche Fortpflanzungsweise bei den *Aphididae* darstellt, so erweist sich auch die Eiablage und die Bildungsweise der Eier überhaupt bei den geschlechtlichen Weibchen als die ursprüngliche Form für die Hervorbringung der weiblichen Fortpflanzungsprodukte.

Die parthenogenetischen Weibchen der *Phylloxerinae* stehen auch in dieser Beziehung den ursprünglichen geschlechtlichen Weibchen der Pflanzenläuse nahe. Die Viviparität bei den *Pemphiginae* und *Aphidinae* dagegen, in Verbindung mit einer beträchtlichen Modifizierung der ursprünglichen geschlechtlichen Weibchen, repräsentiert eine später erworbene, die raschere Vermehrung bezweckende Eigenschaft.

der Ernährungsbedingungen auf irgend einem Gewächs können die geflügelten Weibchen (was sie auch tun) auf ein anderes, für die betreffende Art von Pflanzenläusen passendes Gewächs (von der gleichen oder von einer anderen Art) hinüberfliegen, wo sie eine neue Reihe von Generationen entstehen lassen. Die ungeflügelten Weibchen sind natürlich hierfür nur wenig oder gar nicht geeignet; dagegen sind dieselben fähig in vollkommenerer Weise, als dies bei den geflügelten der Fall ist, auf irgend einer gegebenen Pflanze und in einem beliebigen Fall die günstigen Ernährungsbedingungen auszunützen. Entsprechend diesem Umstand findet man bei den geflügelten Weibchen eine verhältnismäßig größere Beweglichkeit und gleichzeitig auch besser entwickelte Sinnesorgane (Augen, antennale Riechgrübchen, vom dritten Glied angefangen), während bei den ungeflügelten Weibchen, abgesehen von dem Fehlen der Flugorgane, auch die Beine meist weniger gut entwickelt sind und im Zusammenhang mit der geringeren Befähigung zur Fortbewegung auch ihre Sinnesorgane eine weniger vollkommene Entwickelung erfahren (kleinere Augen und geringere Anzahl, dazu oft noch kleinerer Riechgrübchen auf den Antennen).

Sowohl die eine wie auch die andere Form von parthenogenetischen Weibchen kann jedoch natürlich den erwähnten Zwecken nur unter der Bedingung genügen, wenn ein und dieselbe Larve eines parthenogenetischen Weibchens die Fähigkeit besitzt, sich entweder in ein geflügeltes oder aber in ein ungeflügeltes Individuum zu verwandeln und zwar in Abhängigkeit davon, ob die Ernährungsbedingungen während des Entwickelungsprozesses unbefriedigend oder vollkommen günstig sein werden. Diese Bedingung wird in Wirklichkeit erfüllt. Das Auftreten einer großen Anzahl geflügelter parthenogenetischer Weibchen lässt sich in der Natur an austrocknenden Gewächsen beobachten, doch kann man diese Erscheinung auch künstlich hervorrufen, wenn man irgend eine Pflanze (und zwar vorzugsweise eine Krautart) zum Austrocknen bringt[1]). Es entwickeln sich demnach die geflügelten Weibchen bei einer Verschlimmerung der Ernährungsbedingungen, während die ungeflügelten umgekehrt bei Nahrungsüberfluss zur Entwickelung gelangen. Derartige Verhältnisse sind nicht allein zweckmäßig, sondern auch durchaus natürlich in anbetracht der Bedingungen für das Entstehen der ungeflügelten Weibchen. Konnten in der Tat die ungeflügelten Formen parthenogenetischer Weibchen, was denn auch in Wirklichkeit der Fall war, nur als eine Anpassung an eine möglichst erschöpfende Ausnutzung günstiger Ernährungsbedingungen auftreten, — und eine andere Bedeutung im Leben der Spezies konnten sie auch

1) Beobachtungen von Macchiati und anderen Autoren, darunter auch meine eigenen. Vgl. Zur Biologie und Morphologie der Pflanzenläuse. 2. Teil, pp. 954—962 (Separatausg. 877—885). (Russisch.)

nicht besitzen — so konnte auch die Ursache, welche die Entwicklung einer anfänglich indifferenten Larve in ein ungeflügeltes Individuum bedingte, nur in genügender oder im Überfluss reichlicher Ernährung liegen. Umgekehrt mussten die auf die Entwickelung der geflügelten parthenogenetischen Weibchen einwirkenden Bedingungen die gleichen bleiben, wie sie es waren, als die Pflanzenläuse infolge der Eigentümlichkeiten ihrer Organisation noch nicht im stande waren die günstigen Ernährungsbedingungen in so ausgiebiger Weise auszunutzen, d. h. als diese Bedingungen für sie noch nicht durchaus günstig waren (zu jener Zeit existierten die parthenogenetischen Weibchen der Pflanzenläuse nur in ihrer geflügelten Form). Mit anderen Worten: die Bedingungen, durch welche in gegenwärtiger Zeit die Entwickelung der indifferenten Larven parthenogenetischer Weibchen zu geflügelten Weibchen hergerufen wird, müssen in ungünstigen Ernährungsverhältnissen gesucht werden. Selbstverständlich können zu den Ernährungsbedingungen auch noch Bedingungen der Temperatur hinzutreten.

Gehen wir nunmehr zu den Bedingungen für die Entwicklung der zweiggeschlechtigen Generation über.

Die parthenogenetische Fortpflanzungsweise ist bei Pflanzenläusen, wie auch bei anderen Tieren, aus der geschlechtlichen entstanden; sie konnte sich jedoch nur in dem Falle herausbilden, wenn die betreffenden Tiere sich bereits durch das Vorhandensein gewisser Eigentümlichkeiten ihrer Organisation als zu einer relativ vollkommenen Utilisierung der Ernährungsbedingungen angepasst erwiesen haben, mit anderen Worten, wenn diese Tiere sich bereits in günstigen Ernährungsbedingungen befanden, indem im entgegengesetzten Falle die Parthenogenese, durch welche die Vermehrung der Individuen einer Art bedeutend gesteigert wird, keinen Sinn haben würde und undenkbar wäre. Wenn daher in dem Generationszyklus irgend welcher Tiere auch geschlechtliche Individuen — Weibchen und Männchen — erhalten bleiben, so muss deren Entwickelung gerade mit ungünstigen Ernährungsbedingungen zusammenhängen, die Entwickelung der parthenogenetischen Weibchen dagegen mit günstigen Ernährungsbedingungen. Ganz besonders ungünstige Ernährungsbedingungen für die Pflanzenläuse müssen natürlich am Ende der Vegetationsperiode der Gewächse vorliegen. Zu dieser Zeit treten denn auch hauptsächlich die geschlechtlichen Individuen der Pflanzenläuse oder, in anderen Fällen, die Sexuparae auf. Durch einige Beobachtungen wird direkt nachgewiesen, dass je früher irgend ein gegebenes Gewächs abstirbt, desto früher auf demselben auch entweder geschlechtliche Individuen oder aber die dieselben hervorbringenden parthenogenetischen Weibchen, d. h. die Sexuparae auftreten.

Von Wichtigkeit sind die bekannten Beobachtungen von Kyber;

derselbe hielt Pflanzenläuse der Arten *Siphonophora rosae* L. und *Rhopalosiphum dianthi* Schr. im Zimmer, wobei er im Verlauf von 4 Jahren keine geschlechtlichen Individuen unter denselben beobachtete, während im Freien auf Rosen die geschlechtlichen Individuen regelmäßig jedes Jahr am Ende des Sommers und im Herbst den Generationszyklus dieser Art beschließen[1]). Genügende Wärme und Nahrung können nach Kyber auch im Freien das frühe Auftreten von oviparen Weibchen und von Männchen verzögern, wenn man die auf frühzeitig austrocknenden oder absterbenden Gewächsen lebenden Pflanzenläuse auf frisch gesäte oder gepflanzte Gewächse überführt. „Z. B. Aphis lichnidis, hordei, avenae, vitellinae u. s. w.," sagt Kyber, „legen schon im September, ja die auf Weiden am Ende des Juni nach Erscheinung der Männchen Eyer. Setzt man aber um diese Zeit noch mit Jungen schwangere Weibchen auf frische Pflanzen, die sie gewöhnlich bewohnen, so gebären sie auch im Freyen bey angenehmer Witterung noch lange fort, bis endlich rauhe Herbsttage die Geburten hemmen und Eyer und Männchen sich zeigen[2])". Wenn aber günstige Ernährungs- und Temperaturbedingungen das Erscheinen der zweigeschlechtigen Generation aufhalten können, so wird dies Erscheinen umgekehrt durch ungünstige Bedingungen, worauf schon Kyber hinwies, beschleunigt werden. „Denn nicht bloß der Herbst", sagt dieser Autor, „ist der Zeitpunct ihres Daseyns. Sie zeigen sich bei mehrern Arten schon mitten im Sommer, wie im Juni, Juli und August. Sollte die Natur mancher Arten es so notwendig machen, oder was mir wahrscheinlicher vorkommt, zunehmender Mangel an Nahrung die Ursache davon seyn? Fast scheint es so, theils weil das frühe Entstehen der Männchen nur unter den Arten Blattläuse statt findet, die auf Gewächsen leben, welche bald saftlos und hart werden, oder nach erreichter Bestimmung verwelken; theils weil ihre Erscheinung aufgehalten werden kann, sobald man Mütter solcher Arten auf junge, frische Gewächse bringt[3])".

Meine eigenen Beobachtungen über das Verhalten von *Schizoneura corni* Fabr. und *Tetraneura caerulescens* Pass. auf Zwischengewächsen (Wurzeln von Gramineen) stimmen mit den angeführten Beobachtungen von Kyber durchaus überein. *Sch. venusta*, eine Sommerform von *Sch. corni*, bewohnt fast ausschließlich die Wurzeln einjähriger Gramineen, *T. caerulescens* dagegen sowohl diejenigen einjähriger wie auch diejenigen mehrjähriger Gramineen. Es erweist sich, dass auf einjährigen Gramineen gegen das Ende ihrer Vegetationsperiode (d. h. am Ende des Sommers und im Anfang

---

1) Kyber, J. F. Einige Erfahrungen und Bemerkungen über Blattläuse. Germar's Magazin der Entomologie. T. I, 2. Th., 1815, pp. 12—14.

2) Ibid. p. 15.

3) Ibid. p. 32.

des Herbstes), hauptsächlich Nymphen und sodann (aus ihnen) geflügelte Sexuparae zur Entwickelung gelangen und die ungeflügelten Weibchen immer mehr und mehr an Zahl abnehmen, während auf mehrjährigen Gramineen bei *T. caerulescens* zu der gleichen Zeit die ungeflügelten Weibchen dominieren oder sich solche allein entwickeln, worauf sie auch überwintern. So fand ich auch auf den Wurzeln von Gerste oder Hafer nach der Ernte in der Umgebung von Warschau schon am 12. Juli 1895 Kolonien von *T. caerulescens*, welche vorwiegend aus Nymphen und geflügelten Sexuparen bestanden. In einem anderen Jahre fand ich an den Wurzeln von Hafer (einjährige Graminee) am 22. Juli eine Kolonie von *T. caerulescens*, welche ebenfalls vorwiegend aus Nymphen und geflügelten Sexuparae bestand. In der gleichen Weise wurde eine Kolonie von Pflanzenläusen erhalten, welche am 4. September an den Wurzeln von *Eragrostis elegans* gefunden worden war. Allein die Kolonien, welche ich am 22. August desselben Jahres an den Wurzeln von *Lolium perenne* (mehrjährige Graminee) fand, bestanden hauptsächlich aus ungeflügelten parthenogenetischen Weibchen mit nur einer geringen Anzahl von Nymphen. Dabei kam bei *T. caerulescens* noch eine andere interessante Eigentümlichkeit zur Sprache: In den vorwiegend aus ungeflügelten Weibchen mit fünfgliedrigen Fühlern und 3-facettierten Augen bestehenden Kolonien waren nur wenige Weibchen vorhanden, welche zwar sechsgliedrige Fühler, allein noch nicht sehr hochentwickelte Augen (außer den 3 großen Facetten noch 6—10 kleinere Facetten) besaßen. Umgekehrt besaßen die ungeflügelten Weibchen in vorwiegend aus Nymphen bestehenden Kolonien sechsgliedrige Fühler und wohlentwickelte zusammengesetzte Augen, d. h. wir hatten es hier mit Formen zu tun, welche gewissermaßen eine Mittelstellung zwischen den typischen ungeflügelten Wurzelweibchen und geflügelten Sexuparae einnahmen.

Was *Sch. venusta* (*corni*) betrifft, so entwickeln sich in gleicher Weise die geflügelten Sexuparae um so früher, je früher das Zwischengewächs (z. B. auf Stoppelfeldern) zugrunde geht.

Bezüglich der Reblaus liegen bereits Versuche von Boiteau vor, welcher in Glasröhren eine Reihe aufeinanderfolgender parthenogenetischer Generationen erzog, wobei er vom befruchteten Ei begann und im Verlauf von fast 6 Jahren 24—25 Generationen erzielte[1]); dabei erwiesen sich nur im 2. Jahre in vielen Röhrchen Nymphen und geflügelte Sexuparae[2]). Diese Versuche zeigen bis

1) Die beiden ersten Generationen konnten nur auf Blättern erzogen werden, die übrigen wurden auf Wurzeln erzogen.

2) Boiteau, P. Observations faites en 1881 sur le *Phylloxera* et sur les moyens de défence en usage. Compt. Rend. T. 93, 1881, pp. 943—946. — Sur les moeurs du *Phylloxera*, et sur l'état actuel des vignobles. C.-R. T. 105, 1887, pp. 157 ff.; T. 94, 1882, p. 1455; T. 95, 1882, pp. 1200 ff.

zu einem gewissen Grade, dass die geschlechtliche Generation dieser Pflanzenläuse, bei entsprechenden Bedingungen ihres Aufziehens, fast gänzlich ausfallen kann. Andererseits zeigen die Versuche von Morgan[1]) und C. Keller[2]), dass durch eine ungenügende Ernährung das Erscheinen von geflügelten Sexuparae beschleunigt wird.

Man wird jedoch nicht vergessen dürfen, dass in der Mitte des Sommers, besonders auf Holzgewächsen, selbst wenn die Ernährungsbedingungen sich sehr verschlimmern, meist keine geschlechtlichen Individuen, sondern nur die einen oder die anderen Formen parthenogenetischer Weibchen auftreten. In einigen solchen Fällen haben wir es mit zweifellosen Anpassungen an das Überstehen temporärer ungünstiger Ernährungsbedingungen auf Holzgewächsen zu tun (z. B. *Chaitophorus aceris* Koch, *Ch. testudinatus* Thornton, *Drepanosiphum platanoides* Schr., *Phyllaphis fagi* L. u. a. m.), während in anderen Fällen der verhältnismäßig hohen Sommertemperatur eine gewisse Rolle zukommt, indem eine solche Temperatur in gewissen Fällen augenscheinlich günstigen Ernährungsbedingungen analog wirkt.

Die ursprünglichen geschlechtlichen Individuen der Pflanzenläuse waren zu einer Zeit, wo diese Insekten nur eine zweigeschlechtige Fortpflanzungsweise besaßen, mit Flügeln versehen. In der gegenwärtigen Zeit dagegen sind die geschlechtlichen Weibchen (Sexuales) bei allen Pflanzenläusen ungeflügelt, während geflügelte Männchen nur bei der Unterfamilie der *Aphidinae* angetroffen werden und noch nicht einmal bei allen Arten. Der Verlust der Flugorgane, ebenso wie auch verschiedene andere Eigentümlichkeiten des Baues der geschlechtlichen Individuen in den verschiedenen Gattungen und Arten von Pflanzenläusen — wie z. B. die Reduktion des Rüssels und des Darmkanals bei *Phylloxera* und in der Unterfamilie der *Pemphiginae* (mit Ausnahme der Gattung *Vacuna* und von *Schizoneura corni*) — sind bereits sekundäre Erscheinungen, deren Entstehung mit der allmählich aufgetretenen komplizierten Arbeitsteilung zwischen den verschiedenen Generationen und den verschiedenen Formen von Individuen der Pflanzenläuse im Zusammenhang steht.

Ich möchte hier darauf hinweisen, dass auch bei anderen Tieren mit zyklischer heterogoner Fortpflanzungsweise die zweigeschlechtige Generation ebenfalls nur unter der Bedingung ungenügender Ernährung zur Entwickelung gelangt.

So ist es bei den Rotatorien nach M. Nusbaum die Ernährung des Weibchens in einem bestimmten Entwickelungsstadium vor

1) Morgan, C. F. Notes on experiments made with the winged form of *Phylloxera vastatrix radicicola.* Trans. Ent. Soc. London, Proc., 1885, pp. 27—32.

2) Keller, C. Die Wirkung des Nahrungsentzuges auf *Phylloxera vastatrix.* Zool. Anz., 1887, Nr. 264, pp. 583—588.

Eintritt der Reife, nicht aber (entgegen Maupas) die Temperatur, durch welche der Charakter der von *Hydatina senta* abzulegenden Eier bestimmt wird; und zwar legt das Weibchen, bei guter Ernährung während seiner Entwickelung, ausschließlich Eier, aus welchen Weibchen hervorgehen werden, im entgegengesetzten Falle dagegen ausschließlich Männcheneier[1]). Nach den Beobachtungen von Lauterborn an *Asplanchna* erzeugen die Weibchen, welche Männchen hervorbringen, auch latente Eier, welche befruchtet werden[2]). Ebenso bringen nach Kerhervé die Daphnienweibchen parthenogenetische Eier resp. Junge bei reichlicher Ernährung hervor, ephippiale Eier dagegen bei beschränkter Ernährung; Männchen hingegen kommen aus den parthenogenetischen Eiern dann zur Entwickelung, wenn die Ernährungsbedingungen beginnen ungünstig zu werden[3]).

Bevor ich nunmehr zu der Darstellung der Lebensweise der Pflanzenläuse übergehe, möchte ich eine mehr allgemeine Frage kurz berühren, nämlich den Ursprung der Parthenogenese und zwar sowohl bei den Pflanzenläusen, wie auch bei verschiedenen anderen Tieren, indem die Ursachen der Entstehung und ebenso auch die Wege der Entwickelung dieser Erscheinung bei den verschiedenen Tieren im wesentlichen die gleichen sind.

Wir haben bereits darauf hingewiesen, dass die Parthenogenese sich nur als eine Anpassung entwickeln konnte, welche irgendeiner bestimmten Spezies gestattete, die sich derselben darbietenden günstigen Ernährungsverhältnisse möglichst vollständig auszunutzen. Es versteht sich dabei von selbst, dass die meisten Ursachen für die Entwickelung der Parthenogenese bei denjenigen Tieren vorhanden sein mussten, bei welchen im Laufe eines Jahres mehrere Generationen zur Entwickelung gelangen, indem bei solchen Tieren wenigstens einige Generationen sich in verhältnismäßig mehr oder weniger günstigen Ernährungsbedingungen befinden können.

In gewisser Hinsicht stellt die Parthenogenese nichts weiter dar, als eine Entfaltung derjenigen Verhältnisse, welche in der Entwickelung der männlichen oder weiblichen Geschlechtsprodukte und Individuen im Zusammenhang mit den Ernährungsbedingungen des sich entwickelnden Organismus beobachtet werden.

1) Nusbaum, M. Die Entstehung des Geschlechts bei *Hydatina senta*. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwickel. 49. Bd., 2. H., 1887.

2) Lauterborn, R. Über die zyklische Fortpflanzung limnetischer Rotatorien. Biol. Centralbl., 18. Bd., 1898, p. 173 ff.

3) Kerhervé. De l'apparition provoquée des ephippies chez les Daphnies (*Daphnia magna*). Mém. Soc. Zool. France, T. V, 1892. pp, 227—237. — De l'apparition provoquée des mâles chez les Daphnies (*Daphnia psittacea*). Ibid., T. VIII, 1895, pp. 200—211

Mit der Differenzierung der männlichen und weiblichen Geschlechtsprodukte und geschlechtlichen Individuen musste unbedingt ein derartiges Verhältnis eintreten — wenn dasselbe nicht schon gleich von vornherein eingetreten war —, dass die weiblichen Geschlechtsprodukte und die weiblichen Individuen sich erst unter der Bedingung reichlicher Ernährung zu entwickeln begannen, die männlichen Geschlechtsprodukte und die männlichen Individuen dagegen — bei ungenügender Ernährung, indem nur in diesem Falle die Lebewesen auf diese oder jene Ernährungsbedingungen durch die Quantität der Individuen in entsprechender Weise reagieren konnten. In der Tat haben nur die Weibchen allein für die Vermehrung der Individuenzahl einer Spezies eine Bedeutung, da nur sie es sind, die unmittelbar die Nachkommenschaft in Gestalt von Eiern oder Jungen hervorbringen. Sind die Ernährungsbedingungen in einem gegebenen Moment günstig, so ist es für die Spezies äußerst vorteilhaft, dieselben nach Möglichkeit vollständig auszunützen, was nur durch eine Vergrößerung der Individuenzahl erreicht werden kann, und zu diesem Zwecke können eben nur die Weibchen Verwendung finden. Die Zahl der vorhandenen Männchen spielt dabei keine Rolle, da in der Natur ein Männchen mehrere Weibchen befruchten kann.

Wenn sich dagegen umgekehrt die Weibchen vorzugsweise bei ungünstigen Ernährungsbedingungen entwickeln würden, so könnte sich bei einer Vermehrung der Individuenzahl einer Spezies die Nahrung für diese Individuen nicht ausreichend erweisen, die Individuen würden sich mangelhaft entwickeln und die verschiedenen Funktionen ihres Lebens schlecht erfüllen, ja sie könnten sogar zum Teil an Erschöpfung zugrunde gehen.

Für die Spezies ist es vorteilhafter, wenn bei ungünstigen Ernährungsbedingungen zwar quantitativ weniger Individuen vorhanden sind, diese letzteren sich dafür aber um so lebensfähiger erweisen. Dies kann aber nur unter der Bedingung erreicht werden, wenn dabei hauptsächlich Männchen zur Entwickelung gelangen, da in diesem Falle nach einiger Zeit die Zahl der Individuen sich verringern und mit den vorhandenen Ernährungsbedingungen in Übereinstimmung gebracht werden wird. Wenn zeitweilig auch sehr viele Männchen vorhanden sein werden, so wird selbst dieser Umstand für diese Spezies ausgenützt werden können, indem bei dem Vorhandensein einer größeren Anzahl von Männchen eine geringere Menge von Weibchen durch verschiedene Räuber und andere Feinde der betreffenden Art zugrunde gehen wird. Auf diese Weise musste sich durch die natürliche Auslese eine bestimmte Abhängigkeit zwischen diesen und jenen Ernährungsbedingungen und der Entwickelung dieser oder jener Geschlechtsprodukte oder geschlechtlichen Individuen herausarbeiten. Diese Abhängigkeit war von

folgender Art: aus der in geschlechtlicher Hinsicht noch indifferenten Genitalanlage müssen sich bei ungünstigen Ernährungsbedingungen ein männliches Individuum oder männliche Geschlechtsprodukte entwickeln, bei günstigen Bedingungen dagegen umgekehrt — ein weibliches Individuum oder weibliche Geschlechtsprodukte.

In physiologischer Hinsicht wird man sich die oben erwähnte Abhängigkeit folgendermaßen vorstellen können:

Wenn sich der Embryo, noch vor Beginn der Differenzierung der indifferenten Genitalanlage in eine männliche oder weibliche, unter ungünstigen Ernährungsbedingungen entwickelt — mögen nun diese Bedingungen in dem abgelegten Ei, im mütterlichen Organismus (bei Viviparität) oder aber in der von der Außenwelt bezogenen Nahrung gegeben sein — so werden sich auch alle Teile des in der Entwickelung begriffenen Organismus in ungünstigen Ernährungsbedingungen befinden. Wenn nun überhaupt zwischen den einzelnen Teilen des Organismus eine Art von Kampf um die Nahrung stattfinden kann [1]), so muss dies hauptsächlich zwischen verschiedenen Teilen des sich entwickelnden Organismus einerseits und dessen Genitalanlagen resp. Genitalzellen andererseits der Fall sein, indem diese letzteren die am meisten selbständigen Bildungen im Organismus darstellen. Allein bei einer ungenügenden Menge von Nahrung, oder — was dasselbe ist — von innerem nährenden Medium während der Entwickelung des Organismus, genießen die verschiedenen Teile des in der Entwickelung begriffenen Organismus in der Befriedigung ihres Bedarfes einen Vorzug vor den Genitalanlagen. Um jedoch möglichst günstige Ernährungsbedingungen zu erlangen oder in möglichst innige Berührung mit dem ernährenden Medium zu treten, vergrößern die Genitalanlagen resp. die Genitalzellen ihre Oberfläche in bedeutend größerem Maße als ihr Volum, d. h. die Genitalzellen beginnen sich mehr oder weniger stark zu teilen. Es ist jedoch richtiger, wenn man sagt, dass mangelhafte Ernährung auf die Genitalzellen als ein ganz besonderer Reiz einwirkt, welcher eine mehr oder weniger starke Teilung dieser Zellen hervorruft, bis sie die nötigen Bedingungen in der Berührung mit dem ernährenden Medium erlangt haben. Zum Teile treten diese Erscheinungen auch in verschiedenen anderen Teilen des in der Entwickelung begriffenen Organismus auf. Die Entwickelung und Differenzierung der Genitalanlagen sowohl, wie auch der verschiedenen Teile des Organismus, erfolgt unter solchen Bedingungen verhältnismäßig lange Zeit hindurch und erreicht einen verhältnismäßig hohen Grad. So geben die Genitalzellen eine große Anzahl von Generationen, obgleich sie dabei keine besonders beträchtlichen Dimensionen erreichen können, während die Genitalanlagen im Zusammen-

1) Roux, W. Der Kampf der Teile im Organismus. Leipzig 1881.

hang mit der großen Zahl von Generationen als Ganzes mehr oder weniger differenziert werden und die endgültigen Geschlechtsprodukte, im gegebenen Falle die Spermatozoën, ebenfalls eine verhältnismäßig hohe Differenzierung (Spezialisierung) erfahren. Allein infolge der ungenügenden Ernährung, was namentlich vor dem Beginn der Differenzierung der Genitalanlagen und einiger Merkmale des sich entwickelnden Organismus der Fall ist, sind die Dimensionen des Individuums verhältnismäßig gering, obgleich diese Dimensionen späterhin, während der selbständigen Erlangung von Nahrung, bisweilen einen anderen Charakter annehmen, wenn dies für die betreffende Art der Lebewesen von Wichtigkeit ist. Das Resultat ist ein männliches Individuum.

Umgekehrt wird bei vorhandenem Überfluss des ernährenden Mediums innerhalb des sich entwickelnden Organismus der Kampf um die Nahrung, welcher zwischen den Genitalzellen (oder Genitalanlagen) und einzelnen Teilen des dieselben umschließenden Organismus besteht, weniger intensiv sein. Die Genitalzellen teilen sich nur infolge des durch das ernährende Medium auf sie ausgeübten Reizes, wobei eine Übereinstimmung mit dem Nährmedium auch bei einer verhältnismäßig bedeutenden Größe der Zellen bestehen kann. Die Genitalzellen teilen sich im allgemeinen weniger rasch und behalten eine bedeutendere Größe; gleichzeitig erhält auch die ganze Genitalanlage eine relativ beträchtliche Größe, obgleich sie andererseits eine etwas geringere Differenzierung erfährt. Bei genügender Ernährung erlangen die Genitalzellen ihre mit den zwei letzten Teilungen der Oocyten verbundene definitive Differenzierung früher, d. h. nach einer geringeren Anzahl von Generationen. Im Zusammenhang mit der geringeren Anzahl von Zellteilungen sind die definitiven Geschlechtsprodukte auch etwas weniger differenziert (Eier). Die frühere Reifung oder Entwickelung der Geschlechtsprodukte legt auch dem gesamten Bau des Organismus ihren Stempel auf, indem dessen Entwickelung stehen bleibt, bevor er noch die höchste Stufe der Differenzierung der betreffenden Tierspezies erreicht hat. Das Schlussergebnis ist im allgemeinen ein derartiges, als ob die Genitalanlagen im gegebenen Falle sich auf Kosten verschiedener Systeme des sich entwickelnden Organismus durch Wucherung entwickeln, wobei dieselben mehr oder weniger verkümmert bleiben, d. h. als ob die günstigen Ernährungsbedingungen bei der Entwickelung des Organismus das Gleichgewicht in der Entwickelung verschiedener Teile desselben zugunsten der Genitalanlagen beeinträchtigen, unter gleichzeitiger Verkürzung der Entwickelungsperiode des ganzen Organismus. Da indessen die Entwickelung des Individuums unter mehr oder weniger günstigen Bedingungen der Ernährung vor sich geht, so entsteht in den meisten Fällen ein Individuum von beträchtlicheren Dimensionen als in

ersterem Falle. Überhaupt ist das Endergebnis ein weibliches Individuum.

Indem wir die Organisation der Weibchen und Männchen bei den verschiedenen Tieren miteinander vergleichen, können wir es in der Tat fast als eine Regel hinstellen, dass die Weibchen, welche überhaupt früher die Geschlechtsreife erlangen, gewissermaßen auf einem bestimmten Entwickelungsstadium stehen gebliebene Männchen darstellen. Namentlich sind es die Fortbewegungs- und die Sinnesorgane, im Zusammenhang mit den entsprechenden Teilen des Nervensystems, sowie verschiedene Teile der Genitalorgane, welche bei den Männchen im allgemeinen höher differenziert erscheinen als bei den Weibchen. Auch die weiblichen Individuen unter den Menschen weisen mehr Eigentümlichkeiten des Kindeszustandes auf als die männlichen[1]) und erreichen in geschlechtlicher Hinsicht früher die Reife. Die Weibchen der Feuerunke (*Bombinator igneus*) mit ihren Genitaldrüsen gelangen nach A. Goette[2]) (1875) rascher zur Entwickelung als die Männchen. Es versteht sich von selbst, dass diese oder jene endgültige Differenzierung der weiblichen oder männlichen Genitalprodukte, der weiblichen oder männlichen geschlechtlichen Individuen, ihre Entstehung einer besonderen Wirkung der natürlichen Auslese verdankt, welch letztere mit einem gewissen Entwickelungsstadium auch gewisse Eigentümlichkeiten rein adaptiven Charakters verbinden kann. Im allgemeinen kann man jedoch folgende Regel aufstellen: je früher die Fortpflanzungsprodukte sich entwickeln und zur Reife gelangen, desto geringer ist der Entwickelungsgrad der verschiedenen Organsysteme bei den Individuen, welche jene Produkte hervorbringen.

Ist jedoch die Entwickelung des Individuums zu einem Männchen oder einem Weibchen einmal festgelegt, so erfolgt die Entwickelung auch weiter in der betreffenden Richtung, wenn auch späterhin die Ernährungsbedingungen des sich entwickelnden Organismus in das Gegenteil umschlagen. Allein in gewissen Fällen wird diese Veränderung der Lebensbedingungen vielleicht von ver-

1) Vgl. z. B. Darwin, Ch. Die Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl, 2. Aufl., 1874. XIX. Kapitel. — Ranke, J. Der Mensch, Leipzig 1887. II. Bd. Die Körperproportionen des Menschen (p. 63—102).

2) Goette, A. Die Entwickelungsgeschichte der Unke (*Bombinator igneus*). Leipzig 1875, p. 832. — Nusbaum, M. Zur Differenzierung des Geschlechts im Tierreich. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 18, 1880, p. 1ff.; Hoffmann, C. K. Zur Entwickelungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den *Anamnia*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 44, 1886, p. 570ff. spez. 599. — Über die Differenzierung des Geschlechts bei den Pflanzenläusen: Balbiani, G. Mémoire sur la génération des *Aphides*. Ann. d. sc. nat., 5. Sér., t. XI, 1869, p. 75—82; Witlaczil, E. Entwickelungsgeschichte der Aphiden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 40, 1884. — Über die Differenzierung des Geschlechts bei anderen Insekten: v. la Valette St. George. Zur Samen- und Eibildung beim Seidenspinner (*Bombyx mori*). Arch. f. mikr. Anat., Bd. 50, 1897, p. 751ff. u. a. m.

schiedenen Erscheinungen eines zufälligen Hermaphroditismus begleitet sein können.

Dafür, dass die Differenzierung des in geschlechtlicher Hinsicht noch indifferenten Keimes nach der männlichen oder der weiblichen Seite hin in der Tat unter der Bedingung relativ ungenügender oder relativ reichlicher Ernährung während der Entwickelung des Individuums vor sich geht — zugunsten dieses Grundsatzes lassen sich verschiedentliche Ergebnisse von Beobachtungen und zum Teil auch von Versuchen anführen. Besonders anschaulich tritt derselbe jedoch in den Fällen zutage, wo das Geschlecht des Individuums bereits in dem Ei vorherbestimmt ist, wie z. B. bei den *Phylloxerinae* unter den Pflanzenläusen und bei einigen *Dinophilus*-Arten. In diesen Fällen sind die Eier, aus welchen Weibchen hervorgehen werden, größer als die Eier, welche Männchen geben. Nach Brocadello (1896) kann man bei *Bombyx mori*, nach Joseph (1871) — bei *Ocneria dispar* ebenfalls etwas größere und etwas kleinere Eier unterscheiden, wobei sich aus ersteren vorzugsweise Weibchen, aus letzteren dagegen vorzugsweise Männchen entwickeln. In diesen Fällen erfolgt der Beginn der geschlechtlichen Differenzierung ebenfalls im Ei. Allein bei gewissen Schmetterlingen geht diese Differenzierung erst im Larvenstadium vor sich, worauf indirekt aus den Angaben von Spichardt[1]) geschlossen werden kann, nach welchen bei *Zygaena filipendula* die Genitalien erst am 15. Tage des Larvenstadiums so weit entwickelt erscheinen, wie dies bei *Smerinthus populi* bereits bei dem Ausschlüpfen aus dem Ei der Fall ist. In Anbetracht dieser Erscheinung können die Angaben von Cuénot[2]) und Bessels[3]), wonach das Geschlecht des Individuums bei allen Schmetterlingen im Ei vorherbestimmt sein soll, nur auf gewisse Arten von Schmetterlingen bezogen werden, bei welchen beispielsweise die Eier eine verschiedene Größe besitzen.

(Schluss folgt.)

W. Leche: Zur Entwickelungsgeschichte des Zahnsystems der Säugetiere,

zugleich ein Beitrag zur Stammesgeschichte dieser Tiergruppe.

II. Teil, 2. Heft: Die Familien der *Centetidae, Solenodontidae* und *Chrysochloridae*. Mit 4 Tafeln und 108 Textfiguren. Stuttgart 1907. (Zoologica, Heft 49.)

Diese Arbeit enthält mehr und anderes, als der Wortlaut des Titels vermuten lässt. In dem ersten, schon 1895 erschienenen

1) Spichardt. Beitrag zur Entwickelung der männlichen Genitalien und ihrer Ausführgänge bei den Lepidopteren. Verh. naturw. Ver. Bonn. 43. Jahrg., pp. 1—34.

2) Cuénot, L. Sur la détermination du sexe chez les animaux. Bull. scient. de la France et de la Belgique, T. XXXII, 1899, p. 474.

3) Bessels, E. Studien über die Entwickelung der Sexualdrüsen bei den Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 17, 1867, p. 375ff. (spez. p. 376).

Bande des Werkes[1]) sind durch Untersuchungen an einem großen embryologischen Material die verschiedenen Erscheinungen in der Ontogenese des Zahnsystems unserem Verständnisse näher gerückt worden. In dem zweiten[2]) und dem neuerdings veröffentlichten dritten Teile wird durch Studien an einigen durch mehr oder weniger primitives Gepräge ausgezeichneten Insektenfressergruppen, welche Untersuchungen — unter Verwertung der früher gewonnenen ontogenetischen Befunde — von der historischen Entwickelung des Zahnsystems ausgehen und an welche sich solche über andere Instanzen (übrige Organsysteme, paläontologische und zoogeographische Beziehungen etc.) anschließen, eine Grundlage geschaffen, von welcher aus eine Reihe phylogenetischer und allgemein biologischer Fragen beurteilt und aufgeklärt werden. Dass das Gebiss als Ausgangspunkt für Untersuchungen, welche sich die Beurteilung der genetischen Beziehungen der Säugetiere zur Aufgabe stellen, gewählt ist, hat Verf. bereits im ersten Teile ausführlich motiviert. Er betont, dass die größte Bedeutung des Gebisses als einer der hauptsächlichsten, wenn nicht der hauptsächlichsten Handhabe für die Erschließung des realen, d. h. historischen (geologischen) Vorganges bei der Entwickelung der Säugetiere darin liegt, dass das Gebiss — abgesehen teilweise vom Skelett — das einzige Organsystem der Wirbeltiere ist, an dem es möglich ist, die Ontogenese, wie sie sich im sogen. Milchgebiss manifestiert, mit wirklicher Phylogenese (d. h. Stammesgeschichte, gestützt auf paläontologische, nicht bloß vergleichend-anatomische Befunde) direkt zu vergleichen. Mit anderen Worten: wir sind imstande, die individuell frühere Entwickelungsstufe (d. h. das Milchgebiss) mit den historisch früheren (fossilen) Formen unmittelbar zu vergleichen, ganz abgesehen davon, dass selbst bei fossilen Tieren auch das Milchgebiss in vielen Fällen der Untersuchung zugängig ist. Zugleich haben wir — also im Zahnsystem — unter Voraussetzung richtiger Wertschätzung einen vorzüglichen Prüfstein für die Tragweite des biogenetischen Satzes.

In dem zweiten Teile dieser Untersuchungsreihe hat der Verf. den Nachweis geliefert, dass die Insektenfresserfamilie der Igel (*Erinaceidae*) uns ein Bild von den einzelnen Etappen eines historischen Entwickelungsganges vor Augen führt, für dessen Verständnis keine hypothetischen Zutaten erforderlich sind. Da in bezug auf die in dem eben erschienenen dritten Teile behandelten Insektenfresserfamilien (*Centetidae*, *Solenodontidae* und *Chrysochloridae*) uns die im eigentlichsten Sinne historische Disziplin der Biologie, die Paläontologie, gänzlich im Stiche lässt, und da, wie nachgewiesen wird, Tierformen fehlen, welche uns über die genetischen Beziehungen der genannten Familien zu anderen lebenden oder fossilen Säugern Aufschluss geben könnten, so lassen sich die genannten Gruppen nicht als Illustrationen des genealogischen Zusammenhanges der Lebewesen verwerten. Der Schwerpunkt der

1) Desgleichen Biol. Centralbl. Bd. 16, p. 283.
2) Desgleichen Biol. Centralbl. Bd. 23, p. 510.

hier zu lösenden Aufgabe muss somit wesentlich in der Aufklärung anderer Probleme liegen. Die vorliegende Arbeit gipfelt also nicht in einem Stammbaum der untersuchten Gruppen. Dagegen hat sie durch Sichtung des gesamten verwendbaren Tatsachenmaterials jedenfalls die gesamten Tierformen unserem Verständnisse näher gebracht, d. h. die Bedingungen ihrer Entwickelung sowie ihre genetischen Beziehungen zueinander und zu anderen Formen aufgeklärt. Im Zusammenhange hiermit werden, wie weiter unten dargelegt werden soll, durch die diesen Untersuchungen entnommenen Tatsachen mehrere Fragen aus der allgemeinen Biologie illustriert.

Die fraglichen Insektenfresser einer näheren Untersuchung zu unterziehen, wird zunächst dadurch motiviert, dass sich dieselben seit lange einer Art Berühmtheit deshalb zu erfreuen gehabt haben, weil ein Teil ihres Zahnsystems am meisten demjenigen einiger der ältesten, mesozoischen und eocänen Säugetieren ähnelt, und man somit erwarten kann, dass eine vergleichende Musterung ihres Gebisses Aufschlüsse über Fragen von größerer stammesgeschichtlicher Tragweite zu geben vermag. Diese Erwartung hat sich denn auch in gewissem Sinne erfüllt. Wie bei mehreren der historisch ältesten Säuger sind bei *Centetidae*, *Solenodontidae* und *Chrysochloridae* allein unter den heute lebenden Insektivoren die oberen Molaren nach dem sogen. trituberkularen Typus, welcher ziemlich allgemein als von fundamentaler Bedeutung für die Phylogenie der Säugetiere gedeutet wird, gebaut. Der Verf. untersucht die Molarenbildung bei den genannten Gruppen sowie bei der alt-tertiären Insektivorenfamilie *Leptictidae* und stellt die Homologie der Molarenelemente fest. Aus dieser Untersuchung — auf ein Referat der Einzelheiten derselben muss hier verzichtet werden, da sie ohne die Abbildungen kaum verständlich wären — geht aber hervor, dass der „trituberkulare“ obere Molar bei *Centetidae*, *Solenodontidae* und *Chrysochloridae* einer- und *Leptictidae* anderseits in ganz verschiedener Weise entstanden ist, durch welchen Umstand ein unmittelbarer genetischer Zusammenhang zwischen den genannten lebenden und der ausgestorbenen Insektenfressergruppe vollkommen ausgeschlossen ist. Bei allen übrigen lebenden Insektenfressern sind die fraglichen Zähne mehr zusammengesetzt („quadri-quinquetuberkular“). Die Resultate dieser Untersuchungen über die Molarentstehung bei den Insektenfressern werden folgendermaßen zusammengefasst:

1. Innerhalb der Säugetierordnung Insektivora tritt sowohl die einfachere (trituberkulare) als die mehr zusammengesetzte (quadri-quinquetuberkulare) Molarform zweimal vollkommen selbständig auf.

2. Es lässt sich die quadri-quinquetuberkulare Molarform der *Talpidae* und *Soricidae* von der trituberkularen bei *Centetidae*, ebenso wie die quadri-quinquetuberkulare der *Erinaceidae* von der trituberkularen der *Leptictidae* ableiten.

3. Die Tatsache, dass die „trituberkulare“ Molarform verschiedenen Ursprungs ist, dass somit der Terminus „Trituberkularzahn“ Gebilde umfasst, die in keinem unmittelbaren genetischen Zusammenhange stehen, beweist also, dass dieser Begriff als solcher seine Bedeutung für die Stammesgeschichte der Säugetiere eingebüßt hat.

Damit ist selbstverständlich die hohe Bedeutung der Tatsache, dass die große Mehrzahl der älteren Säuger durch den Besitz der einfacheren Molarform charakterisiert ist, welche als „trituberkular" bezeichnet wird, in keiner Weise beanstandet; nur macht die hier nachgewiesene heterogene Entstehung solcher Zähne eine erneute Prüfung aller dieser Fälle höchst wünschenswert.

Schließlich ist zu bemerken, dass die von Leche auf vergleichend-anatomischem Wege gewonnenen Resultate sich in erfreulicher Weise mit den ontogenetischen Befunden an den Molaren, wie sie schon früher von Röse, Tacher und Woodward dargelegt sind, decken.

Schon früher hat der Verf. den Nachweis geliefert, welcher heute als wohlbegründet angenommen sein dürfte, dass das Milchgebiss der Säugetiere — abgesehen von in jedem einzelnen Falle nachzuweisenden Rückbildungserscheinungen bei demselben — eine historisch ältere Phase in der Entwickelung des Zahnsystems als das Ersatzgebiss repräsentiert. Das Studium des Milchgebisses, kritisch gehandhabt, ist somit geeignet, einen Ersatz für fehlende paläontologische Urkunden abzugeben. Und in dieser Beziehung liegen in dem behandelten Falle die Verhältnisse besonders günstig. Die *Centetidae* und *Chrysochloridae* zeichnen sich nämlich vor fast allen Insektivoren ebenso wie vor der großen Mehrzahl der übrigen lebenden Säugetiere dadurch aus, dass der Zahnwechsel in eine sehr späte Lebensperiode fällt, resp. nachdem das Individuum erwachsen und geschlechtsreif ist.

Schon früher hat Hensel nachgewiesen, dass bei *Didelphys* der letzte Prämolar — bekanntlich der einzige Zahn, welcher bei den heutigen Beuteltieren überhaupt einen Nachfolger hat — im weiblichen Geschlecht erst nach der ersten Schwangerschaft gewechselt wird. Dass einzelne Milchzähne bei verschiedenen Huftieren erst lange nach dem Durchbruch des letzten Molars ersetzt werden, und dass sämtliche Milchbackenzähne zusammen mit allen Molaren bei einigen alttertiären Huftieren funktionierend nachgewiesen sind, ist schon seit früher bekannt.

In viel ausgeprägterer Weise tritt uns aber die lange Persistenz des Milchgebisses bei *Centetidae* und namentlich bei *Chrysochloridae* entgegen. Bei den meisten ist der Zahnwechsel erst beendet, nachdem das Tier völlig erwachsen ist.

Diese Tatsachen beweisen, dass das jetzt bei der großen Mehrzahl der Säuger nur temporäre Milchgebiss einst und bei tiefer stehenden Säugern noch heute wichtigere, auf einen größeren Lebensabschnitt sich erstreckende Funktionen gehabt hat und noch haben kann. Zugleich überbrücken sie die Kluft, welche den Zahnwechsel der höheren Säugetiere von dem der niederen Wirbeltiere trennt: ebensowenig wie bei diesen letzteren ist bei besagten Säugern der Zahnwechsel auf die Jugendperiode des Individuums beschränkt. Und ebenso wie bei den niederen Wirbeltieren sind bei den fraglichen Säugetieren (*Centetidae, Chrysochloridae*), bei denen das Milchgebiss sich bis in eine spätere Lebensperiode erhält, die aufeinanderfolgenden Dentitionen von wesentlich gleichem Baue.

Aus diesen Tatsachen folgt aber ferner, dass ein später, erst beim völlig reifen Individuum vor sich gehender Zahnwechsel als ein primitiver Charakterzug zu betrachten ist. Immerhin finden sich, auch bei den fraglichen *Centetidae* und *Chrysochloridae*, im Bau und in der Größe einige Differenzen zwischen Milch- und Ersatzgebiss. Diese Differenzen sind aber vom stammesgeschichtlichen Standpunkte aus um so bedeutungsvoller, als ja bei unseren Tieren der Zahnwechsel in eine Periode fällt, wenn die Lebens- resp. Ernährungsweise schon längst keinen Veränderungen mehr unterworfen ist. Also: die beiden Dentitionen haben dieselbe Funktion, aber trotzdem eine etwas andere Gestaltung.

Infolge seiner längeren Persistenz hat also das Milchgebiss bei den *Centetidae* und *Chrysochloridae* eine größere physiologische Bedeutung als dasjenige bei der Mehrzahl anderer Säugetiere und hat deshalb auch — wenigstens als Ganzes — keine Rückbildung erfahren können. Da nun das Milchgebiss immer die historisch ältere Zahngeneration darstellt, und da diese ältere Zahngeneration hier in voller Funktion steht, sind wir also berechtigt, anzunehmen, dass das Milchgebiss der fraglichen Tiere mit dem Zahnsystem ihrer Vorfahren in allen wesentlichen Merkmalen übereinstimmt.

Betreffs Umbildungen einzelner Zähne mag hier nur erwähnt werden, dass bei Insektenfressern der Eckzahn nachweisbar aus einem prämolarartigen, zweiwurzeligen Stadium hervorgegangen ist.

In den folgenden Kapiteln werden Skelett, Muskulatur, Gehirn, Hautgebilde, Darmsystem und Genitalorgane behandelt. Hier ebensowenig wie in den vorhergehenden Teilen des Werkes hat der Verf. Befunde verzeichnet, welche nicht in einem oder anderem Sinne für die Aufhellung der vorliegenden Fragen verwendbar sind; es ist also jedenfalls mehr Arbeit ausgeführt worden, als in dem vorliegenden Buche zum Vorschein kommt.

Aus diesen Kapiteln mag hier nur eine Ausführung von besonderem Interesse erwähnt werden. Entgegen einer weitverbreiteten Auffassung hat der Verf. schon früher die Anschauung verfochten, dass die Entwickelung der Wirbeltiere nicht nur durch die Verbesserung der Qualität auf Kosten der Quantität möglich ist, sondern dass es auch eine rein progressive Entwickelung gibt, oder mit anderen Worten, dass im Laufe der historischen Entwickelung neue Organe erworben werden können. Einen Beleg hierfür hat auch die vorliegende Untersuchung geliefert. *Chrysochloris* unterscheidet sich von allen Tetrapoden dadurch, dass durch Anpassung an die Gräbertätigkeit in der Sehne des tiefen Beugemuskels am Unterarm ein Knochen entstanden ist, welcher, da sich auch andere Muskeln an ihm befestigen und er mit dem Korpus in Gelenkverbindung getreten ist, ganz zu einem wirklichen Skelettknochen geworden ist. Bei zwei anderen Tieren mit ähnlicher Lebensweise (*Notoryctes* und *Necrolestes*) treffen wir ein Anfangsstadium dieses neuen Skeletteiles an, indem hier nur das distale Ende, welches ontogenetisch auch bei *Chrysochloris* zuerst entsteht, vorhanden ist. Es leidet somit keinen Zweifel, dass hier durch eine spezielle An-

passung ein neues Organ, in diesem Falle ein neuer Skeletteil, entstanden ist, resp. im Entstehen begriffen ist.

In einem folgenden Kapitel werden die genetischen Beziehungen der drei behandelten Tierfamilien (*Centetidae, Chrysochloridae, Solenodontidae*) auf Grund der morphologischen und zoogeographischen Befunde erörtert. Aus diesem Abschnitt greifen wir folgendes heraus. Die *Chrysochloridae* (die „Goldmulle"), diese eigenartige, auf die südliche Hälfte Afrikas beschränkte Graberfamilie, zeichnen sich neben ihrer Spezialdifferenzierung als Graber durch eine Reihe von Eigenschaften aus, welche sonst entweder nur bei den niedrigsten Placentaliern oder nur bei Monstremen oder sogar nur bei unterhalb der Säugetierklasse stehenden Wirbeltieren angetroffen werden. Nach der Auffassung des Verf. stellen die *Chrysochloridae* unter allen lebenden *Eutheria* (Placentaliern) den niedrigsten Typus dar, welcher sich durch starke, einseitige Differenzierung vom Untergange gerettet hat — ganz wie es der Fall mit den Monotremen ist. Von den heute lebenden Säugetieren bieten die *Centetidae* noch die größte Übereinstimmung mit den *Chrysochloridae* dar.

Die Familie *Centetidae* ist eine genetisch zusammengehörige Tiergesellschaft, deren Mitglieder — mit einer Ausnahme — alle Madagaskar bewohnen und sich dort verschiedenen Lebensweisen angepasst haben. Aus den kleineren ursprünglicheren Formen sind teils Graber, teils Wassertiere, teils spitzmausähnliche Tiere hervorgegangen, während die höchsten Formen teils igelartige Tiere, teils Graber mit rückgebildetem Gebiss geworden, und schließlich die Gattung *Centetes* als Omnivore die bedeutendste Größe und eine ganz eigenartige Ausbildung erlangt haben. Diese verschiedenartige Differenzierung, welche die Centetiden auf ihrer Heimatinsel entfaltet haben, ist — allerdings im verkleinerten Maßstabe — eine Parallelerscheinung mit Australiens Beuteltieren, welche, ohne Konkurrenz mit Säugetieren vom höheren Typus, durch Differenzierung befähigt worden sind, fast alle Existenzmöglichkeiten der australischen Region auszunützen. Auch die eigentümliche, Westafrika bewohnende Insektivorengattung *Potamogale*, welche bisher allgemein als Repräsentant einer besonderen Gruppe aufgefasst wurde, ist nach den vorliegenden Untersuchungen ein von dem niedrigsten Centetidentypus ableitbares Differenzierungsprodukt, hervorgerufen durch Anpassung an das Wasserleben.

Von allgemein morphologischem Interesse sind auch die Beziehungen, in welchen die beiden nahe verwandten Centetidengattungen *Centetes* und *Hemicentetes* zueinander stehen. Eine vergleichende Untersuchung ergibt nämlich, dass *Hemicentetes* in wesentlichen Organisationsverhältnissen auf einem Stadium, welches dem Jugendstadium von *Centetes* entspricht, stehen geblieben ist. Anderseits hat sich aber der erstere durch Umbildung einiger Organteile von diesem Punkte entfernt, indem er sich einer abweichenden Lebensweise anpasste. Dieser Fall ist wohl so aufzufassen, dass *Hemicentetes* und *Centetes* von einer gemeinsamen Stammform, welche durch die dem jugendlichen *Centetes*

und dem erwachsenen *Hemicentetes* gemeinsamen Eigenschaften charakterisiert war, ausgegangen sind.

Das Resultat der Musterung der Zusammensetzung der Fauna Madagaskars ist etwa folgendermaßen zusammenzufassen. Werden bei der Beurteilung der Säugetiere Madagaskars der Typus und der Ausbildungsgrad[1]) scharf auseinandergehalten, so lässt sich nicht verkennen, dass, während der Ausbildungsgrad der Madagaskar-Säuger teilweise ein recht hoher ist, dieselben die niederen Typen der betreffenden Gruppen repräsentieren. So kommen von Affen nur Halbaffen, von Raubtieren nur Schleichkatzen (*Viverridae*) und noch ursprünglichere, von den Mäusen (*Muridae*) nur *Nesomyinae* vor — d. h. die niederen, primitiven Typen jeder Gruppe resp. Ordnung; und falls die in der vorliegenden Arbeit vertretene Auffassung betreffs der *Centetidae* stichhaltig ist, gilt dasselbe für die Vertreter der Insektivoren auf Madagaskar. In bezug auf die Halbaffen kann man noch weiter gehen: die madagassischen Halbaffen (die *Lemuridae*) stellen den ältesten Typus in dieser Gruppe vor. Auch in anderer Beziehung ist diese Fauna auffallend: wenn wir, wie dies allgemein geschieht, annehmen dürfen, dass *Potamochoerus*, *Hippopotamus* und *Crocidura* nach Madagaskar eingewandert sind, als es bereits zur Insel geworden, so gehören alle nichtfliegenden madagassischen Säugetiere Gattungen und — mit Ausnahme von *Fossa* — auch Unterfamilien und Familien an, die sonst nirgends vorkommen.

Verf. weist ferner nach, wie unsere Kenntnis von dem Zeitpunkte, in welchem Madagaskar zur Insel wurde, auf sehr schwachen Füßen steht; rein geologische Argumente fehlen. In Erwägung des morphologisch primitiven Standpunktes, den die Mehrzahl der madagassischen Säuger einnimmt, scheint dem Autor als Hypothese die Annahme noch am meisten Berechtigung zu haben, dass Madagaskars Lostrennung schon während der Eocänperiode erfolgte. Insofern als die fraglichen Säugetiere, wie schon erwähnt, niederen Typen angehören, bekunden sie offenbar Beziehungen zu den früheocänen Tierformen, wenn auch für die Mehrzahl bisher keine näheren Verwandtschaften nachgewiesen sind. Durch die erfolgte Isolierung Madagaskars sind sie der Konkurrenz entronnen und haben hier eine höhere Spezialisierung erlangen können, während ihre auf den kontinentalen Ländermassen zurückgebliebenen Stammformen und nächsten Verwandten unterlegen und längst ausgerottet sind, *Potamogale* (siehe oben) ausgenommen. Da ferner keine einzige Säugetierart vom Miocän bis zur Jetztzeit sich erhalten hat, und da die Inselwerdung Madagaskars unbedingt vor der Pliocänperiode erfolgte, steht es jedenfalls fest, dass die Artenbildung der heutigen Madagaskar-Säuger ebenda vor sich gegangen ist. Schließlich ist es als höchst wahrscheinlich zu bezeichnen, dass die nach verschiedenen Richtungen differenzierten Gattungen derselben Familie

---

1) Leche unterscheidet den „Typus" als genetisch zusammengehörige Organismenreihe vom „Ausbildungsgrade", welcher durch das größere oder geringere Maß der morphologischen Differenzierung bestimmt wird.

nicht als solche eingewandert sind, sondern dass wenigstens die am speziellsten angepassten erst auf der Insel Madagaskar entstehen und sich entfalten konnten.

Von allgemein biologischer Bedeutung sind schließlich die Beiträge zur Aufklärung über das Wesen und die Tragweite der Konvergenz, welche diese Untersuchungen enthalten. Unter Konvergenz („Angliederung", „analoge oder Anpassungsähnlichkeit" nach Darwin) versteht man der gewöhnlichen Auffassung nach die historisch biologische Erscheinung, dass Tierformen von ganz verschiedener Abstammung mehr oder weniger ähnliche Einrichtungen erworben haben. Die beiden hier behandelten Fälle sind geeignet, die Macht dieser Erscheinung in eklatanter Weise zu beleuchten.

Der erste Fall betrifft die Konvergenz zwischen zwei Insektenfressergattungen aus verschiedenen Unterordnungen, nämlich dem Igel (*Erinaceus*) und den Centetiden *Ericulus*.

Für die Beurteilung und Verwertung dieses Falles liegen die Verhältnisse zunächst deshalb besonders günstig, weil der Verwandtschaftsgrad der beiden Formen auch geologisch annähernd festgestellt werden kann. Die Igelgattung ist nämlich eine der wenigen heute lebenden Säugetiergattungen, welche schon im Eocän auftraten, und die also jedenfalls seit Anfang der Tertiärzeit mit *Ericulus* resp. den Centetiden in keinem genetischen Zusammenhang gestanden hat.

Sind also die genetischen Beziehungen zwischen den fraglichen Tieren so gering, dass die ersteren nur durch allgemeine Ordnungscharaktere zum Ausdruck kommen, so wird es besonders bemerkenswert, dass die Integumentalgebilde bei beiden nicht nur physiologisch, sondern auch morphologisch, d. h. durch Differenzierung homologer Teile, eine solche Übereinstimmung erlangt haben, dass diese Organe für sich, d. h. ohne Zusammenhang mit der übrigen Organisation betrachtet, unbedingt als voneinander abgeleitet aufgefasst werden würden — davon ganz abgesehen, dass die habituelle Aehnlichkeit der beiden Tiere so groß ist, dass frühere Forscher Igel und *Ericulus* zu einer Gruppe (*Aculeata*) vereinigten. Sowohl Igel wie *Ericulus* sind nämlich mit Stacheln versehen und vermögen sich zusammenzurollen mittelst einer Hautmuskulatur, welche in homologer Weise umgebildet ist. Die Unterschiede, welche im Bau der Hautmuskulatur und der Stacheln bestehen, sind solche, dass man vom einseitig vergleichend-anatomischen Standpunkte die Zustände beim Igel ohne Bedenken von denen bei *Ericulus* ableiten würde.

In Hinblick auf die eben dargelegten Beziehungen ist für das Verständnis des biologischen Geschehens die Tatsache von besonderem Interesse, dass die Konvergenz auch das Zahnsystem angegriffen hat. Hier war aber offenbar das Material, das umzumodeln war, schon von zu differenter Art, als dass das Resultat eine solche homologe Differenzierung wie beim Integument werden konnte: im Gebiss ist nämlich nur eine analoge, physiologisch mehr oder weniger gleichwertige Ähnlichkeit, keine homologe Übereinstimmung entstanden.

Dieser Konvergenzfall lehrt uns also, dass bei Igel und *Ericulus*, von deren gemeinsamen Vorfahren wir uns noch keine Vorstellung bilden können, ein Organkomplex in homologer, ein anderer nur in analoger Weise umgebildet worden sind.

In dem zweiten, hier zu besprechenden Falle gehören die beiden Kontrahenten sogar verschiedenen Unterklassen an, nämlich *Notoryctes* den Beuteltieren und *Chrysochloris* den Placentaliern.

Einen Ausdruck für die Verkennung der Macht der Konvergenz finden wir in der in vielen Schriften versuchten Ableitung der Placentalier von den verschiedenen lebenden Beuteltierformen. Mit der Vertiefung unserer morphologischen Einsicht ist man heute wohl allgemein zu der Erkenntnis gekommen, dass die Beuteltiere auf ihrer Heimatinsel, geschützt vor der Konkurrenz mit höheren Säugern, sich der verschiedenen, ihnen überhaupt zugänglichen Erwerbsquellen bemächtigt und ihnen angepasst haben, daher sie auch mehr oder weniger an die placentalen Raubtiere, Nager, Insektenfresser u. s. w. erinnern. Während aber bei keinem anderen Beuteltier die morphologische Annäherung an einen Placentalier sich weiter als bis zu einer allgemeinen Ordnungs- oder höchstens Familienähnlichkeit erstreckt, ist die Übereinstimmung zwischen *Notoryctes* und *Chrysochloris* eine so große, dass ein so scharfsinniger Forscher wie E. Cope eine unmittelbare Blutsverwandtschaft zwischen beiden Tieren hat annehmen können.

Diese Übereinstimmung wird vom Verf. an einer Reihe von Organisationsverhältnissen näher nachgewiesen. (Metallglanz der Haare, Vorkommen eines Nasenschildes, allgemeine Konfiguration des Schädels, dritter Unterarmknochen, Spezialisierung der Hand, Verhalten des Foramen obturatum, Insertion des Musculus latissimus dorsi, Form des Gehirns.)

Durch direkte Beobachtungen ist es festgestellt, dass die Ursache zu vorliegenden Konvergenzerscheinungen in der Anpassung an gleichartige Gräbertätigkeit zu suchen ist.

Mit Ausnahme von zweien tritt keine der nachgewiesenen übereinstimmenden Eigenschaften bei irgendeinem anderen lebenden Säugetiere auf, sondern sie sind auf die beiden genannten Tiere beschränkt.

Schließlich ist bemerkenswert, dass nicht alle der fraglichen Übereinstimmungen durch Umbildung homologer Organe entstanden, sondern vielmehr analoge, mit etwas verschiedenen Mitteln erreichte Effekte sind.

Jedenfalls haben wir es hier mit der vollendetsten Konvergenzerscheinung zu tun, die bisher bei den höheren Tieren bekannt geworden ist.

F. Ratzel: Raum und Zeit in Geographie und Geologie.

Herausgeg. von P. Barth. Leipzig, Joh. Ambr. Barth, 1907. 177 S. Pr. Mk. 3.60.

Dass die Werke des verstorbenen Geographen Ratzel auch dem Biologen viel Anregendes bieten, ist bekannt. So wird denn

auch das vorliegende Buch[1]) an dieser Stelle eine Anzeige durch einen Zoologen erfahren dürfen; denn unter seinen vielen inhaltschweren Kapiteln sind auch eine größere Anzahl solcher, die vorzugsweise vom Leben oder von den Lebewesen handeln. Nur auf einige derselben kann hier näher eingegangen werden.

Ratzel's Ausführungen enthalten viele Ideen, deren Berechtigung zwar einleuchtet, die aber bisher meist in die Gedankengänge der Biologen kaum Eingang gefunden haben, und zwar deshalb nicht, weil von biologischer Seite im allgemeinen etwas zu zähe an der Vorstellung der direkten Entwickelung der uns bekannten, jetzigen und früheren Lebensformen auseinander festgehalten wird und die damit gewonnene Anschauung ferner in ihrer Bedeutung für die Entwickelung der Erde leicht eine Überschätzung erfährt.

Ratzel warnt vor jeder unsicheren, auf die paläontologischen Umbildungen gegründeten Zeitschätzung in der Geologie. Er sucht das Leben „frei von subjektiver Schätzung zu betrachten, die fast immer Überschätzung ist, weil es ja zugleich unser Leben mit ist" und sieht im Lebensprozess eine viel mehr ephemere Erscheinung, vergleichbar mit einem Lichthauch und Farbenspiel von der Sonne, der über die Erde hinweghuscht, die uns deshalb nicht als das größte Rätsel im kosmischen Entwickelungsprozess gelten darf, noch als Zeitmaßstab für die ganze Geschichte der Erde angenommen werden kann. Nun haben wir zudem von dem Lebensfaden nur das letzte Ende in der Hand. Bei dem massenhaften Auftreten verschiedenster, auch hoch organisierter Organismen in den ältesten versteinerungsführenden Schichten geht es nicht an, diese „Primordialfauna" als eine jugendlichere, ursprünglichere anzusehen als die heutige, vielmehr macht sie einen verhältnismäßig recht modernen Eindruck und scheint mit der heutigen in einen und denselben Abschnitt der Erdentwickelung zu gehören. Es folgt daraus die Forderung gewaltiger vorausgegangener Zeiträume, über die wir keine Kunde haben. Die Zeitforderung der Biologie ist die größte, die überhaupt geltend gemacht werden kann.

Von welcher Tragweite diese von der Biologie und Paläontologie abstrahierten Gedankengänge nicht nur für geologische Fragen sind, sondern auch für solche der kosmischen Physik, will Ref. nur an einem Beispiel zeigen.

Der namhafte Physiker Lord Kelvin (W. Thomson) hat aus physikalischen Daten die Zeitspanne zu berechnen versucht, die seit Bildung der Erstarrungskruste auf der ehemals feuerflüssigen Erdkugel verstrichen ist. Zugrunde gelegt ist seiner Berechnung die Annahme einer Erstarrungstemperatur geschmolzener Felsmassen von 400° C. und eine stetige Zunahme der Temperatur ins Erdinnere um 1° C. auf 25 m Tiefe. Daraus folgert Lord Kelvin auf mathematischem Wege auf Grund der Abkühlungshypothese eine Zeitspanne von ca. 100 Millionen Jahren seit Bildung der Erstarrungs-

---

1) Teile desselben sind bereits in Bd. I u. II der Annalen der Naturphilosophie erscheinen. Das Übrige hat der Herausgeber teils nachgelassenen Manuskripten des Verf., teils einer Kollegnachschrift entnommen.

kruste. Diese Vorstellung passt wohl einigermaßen zu der Annahme, dass die ältesten uns bekannten Formationen der erstarrten Panzerdecke unmittelbar aufliegen, und dass die Bildung der letzteren zeitlich einfach um einen Abschnitt vor jene zurückzuschieben sei. Die viel größere Zeitforderung der Biologie aber verbietet, diese Annahme anzuerkennen. Daher muss auch Lord Kelvin's Berechnung fallen. Sind deren physikalischen Grundlagen sicher, so ergibt sich mit Notwendigkeit, dass Lord Kelvin's Vorstellung von der Erde falsch war. Dann ist eben die heutige Erde nicht, wie Lord Kelvin annahm, das Ergebnis einer seit ihrer oberflächlichen Erstarrung fortschreitenden Abkühlung. Das geschmolzene Erdinnere, wenn es überhaupt besteht, ist dann nicht als ein zusammenhängender Rest der einst flüssigen Glutmasse des Planeten aufzufassen, und die heutige Erdwärme ist nicht geradlinig von der ursprünglichen, durch Ausstrahlung sich ständig vermindernden Erdwärme herzuleiten. Dann können auch die Bildung der Gebirge und der Vulkanismus nicht mit der Kant-Laplace'schen Hypothese verknüpft werden. Die Abkühlungshypothese ist also unhaltbar. All diese viel zu sehr vereinfachenden Annahmen der physikalischen Berechnung müssen ersetzt werden durch die Annahme eines gealterten Erdballes, der viel mehr, als man meinte, von seiner ursprünglichen Wärme verloren hat und von dessen Geschichte uns ein ganz kurzes, keine Rückschlüsse gestattendes Stück bekannt ist. **V. Franz.**

Richard Neuhauss: Lehrbuch der Mikrophotographie.

Dritte umgearbeitete Aufl., Leipzig, S. Hirzel, 1907, gr. 8°, XVI u. 282 S. mit 63 Holzschnitten und 3 Tafeln.

Das Neuhauss'sche Lehrbuch, das 1898 in zweiter Auflage erschienen war, ist so wohlbekannt, dass die neue Auflage nur angezeigt, nicht weiter gerühmt zu werden braucht. Die Vorzüge des Buches, die übersichtliche Einteilung, die klare und kurze Darstellung, die streng wissenschaftliche Behandlung des Stoffes mit der sorgfältigen Berücksichtigung der Entwickelung der mikrophotographischen Technik, wobei der Anfänger durch den Bericht über die unbewährten und verlassenen Verfahren am besten auf die wesentlichen Punkte aufmerksam gemacht und vor zwecklosem Probieren gewarnt wird, sind die alten geblieben. Zugleich sind alle neuesten Fortschritte der Mikroskopie und Mikrophotographie, z. B. der ultramikroskopische Apparat, die Mikrophotographie mit ultraviolettem Licht, Verbesserungen der Reproduktionsverfahren berücksichtigt und ebenso kurz und klar beschrieben worden. Der Umfang des Buches ist gleichwohl kaum gewachsen.

Die Sorgfalt und Unparteilichkeit des Autors in Berücksichtigung aller wirklichen Verbesserungen kommen in gleichem Maße zur Geltung wie seine langjährige Erfahrung, mit einfachen und bewährten Hilfsmitteln Vortreffliches zu leisten. **W.**

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

XXVII. Bd. 1. September 1907. № 18.

Beiträge zur Biologie der Pflanzenläuse, Aphididae Passerini.

Von A. Mordwilko,
Privatdozent a. d. Universität St. Petersburg.

(Schluss.)

Auch bei *Vanessa urticae* z. B. scheint die Differenzierung des Geschlechts erst im Larvenzustand vor sich zu gehen, wenn es nämlich H. Landois möglich gewesen ist, Versuche künstlicher Hervorbringung des einen oder des anderen Geschlechts in der Weise anzustellen, dass er den Larven gute oder schlechte Nahrung anbot, wobei in ersterem Falle Weibchen, in letzterem Männchen zur Entwickelung gelangten[1]).

Wenn das Geschlecht bereits im Ei vorherbestimmt ist, wie wir dies z. B. in solchen Fällen sehen, wo wie bei Insekten und anderen Tieren größere und kleinere Eier vorhanden sind, so hat diese Erscheinung keinesfalls die Bedeutung, dass eines der Geschlechter bereits im Keimplasma selbst vorherbestimmt war, sondern sie bedeutet vielmehr, dass die Differenzierung hier, wie auch in den anderen Fällen, von der entsprechenden Quantität der Nahrung abhängig ist. Allein in diesen Fällen ist die Nahrung, in Gestalt

1) Landois, H. Über das Gesetz der Entwickelung der Geschlechter bei den Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 17, 1867, p. 375ff. (spez. p. 376).

des Deutoplasma oder überhaupt von Reservenährmaterial, in dem Ei selbst enthalten. Die Unmöglichkeit von einer Differenzierung des Geschlechts im Ei oder in den ursprünglichen, noch nicht differenzierten Genitalanlagen des Embryo zu reden, ergibt sich unzweifelhaft schon aus den zahlreichen Fällen von zufälligem oder regelmäßigem Hermaphroditismus der Genitaldrüsen bei den verschiedensten Tieren, und dabei sowohl während der Entwickelung als auch im erwachsenen Zustand. Der zufällige Hermaphroditismus, welcher während der Entwickelung des Individuums (natürlich aber nach erfolgter Differenzierung des Geschlechts) auftritt, lässt sich durch veränderte Bedingungen der Ernährung des sich entwickelnden Organismus oder selbst im erwachsenen Zustande erklären. Besonderes Interesse verdienen in dieser Hinsicht die Beobachtungen von F. Braem an *Ophryotrocha puerilis*. Nach der Durchschneidung eines Weibchens, welche zur Beobachtung von Regenerationserscheinungen ausgeführt wurde, verschwanden in dem vorderen Teilstück die Eier und es entwickelten sich statt ihrer Spermatozoen; gleichzeitig nahm das Weibchen einige äußere Merkmale des Männchens an. Von Beispielen zufälligen Hermaphroditismus bei Tieren möchte ich auf die mitgeteilten Fälle bei Bienen[1]), bei *Perla bipunctata* und *P. cephalotis*[2]), bei Embryonen der Küchenschabe[3]) und bei den Kröten[4]) hinweisen. Wenn sich die Genitalzellen schon in den noch undifferenzierten Genitalanlagen als männliche und weibliche unterscheiden würden, so wären die verschiedenen Fälle, namentlich von zufälligem Hermaphroditismus, absolut unmöglich.

Bekanntlich entwickeln sich bei *Apis mellifica* aus den sowohl durch Weisel, wie auch durch Arbeiterinnen abgelegten unbefruchteten Eiern ausschließlich Männchen, aus den befruchteten dagegen — Weibchen (Arbeiterinnen und Weisel)[5]). Bei *Polistes gallica* bringt das befruchtete Weibchen nach Siebold[6]) nur Weibchen — Arbeiterinnen hervor, Männchen dagegen nur in Ausnahmefällen[7]), während die unbefruchteten Arbeiterinnen ausschließlich Männchen

---

1) Siebold, C. Th. von. Über Zwitterbienen. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 14, 1864, p. 74 f.

2) Brandt, A. Vergleichende Untersuchungen über die Eiröhren und das Ei der Insekten (Russisch). Bullet. Soc. Imp. d. amat. d. sciences nat. etc. de Moscou. Vol. 23, livr. 1, 1876.

3) Heymons, R. Über die hermaphroditische Anlage der Sexualdrüsen beim Männchen von *Phyllodromia* (*Blatta*) *germanica*. Zool. Anz. 13. Jahrg. 1890.

4) Hoffman, C. K. Zur Entwickelungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den *Anamnia*. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 14, 1886, pp. 604 f.

5) Diese Beobachtung wurde erst vor verhältnismäßig kurzer Zeit durch Petrunkewitsch bestätigt (1901, 1903).

6) Siebold, C. Th. von. Beiträge zur Parthenogenesis der Arthropoden. Leipzig 1871.

7) Ibid. pp. 88, 101.

hervorbringen. Allein in diesen Fällen kommt die bestimmende Rolle nicht der eigentlichen Befruchtung zu (Amphimixis), sondern vielmehr gewissen anderen Erscheinungen, welche die Befruchtung vielleicht nur begleiten. Mit Sicherheit geht dies schon aus den Erscheinungen des Hermaphroditismus der Drüsen bei den Bienen hervor, wie sie bereits von Siebold (1864) beobachtet wurden. Vielleicht spielt hier auch der Umstand eine gewisse Rolle, dass in den befruchteten Eiern der Bienen gewöhnlich mehrere Spermatozoen beobachtet werden (Siebold); diese überschüssigen Spermatozoen tragen vielleicht zur Vermehrung des Nährmaterialvorrats im Ei bei oder sie rufen auf irgendwelche andere Weise eine beträchtlichere Störung des partiellen Gleichgewichts der Eizelle hervor. Aus den befruchteten Weibchen von *Nematus ventriculosus* entwickeln sich nach Siebold (1871) sowohl Weibchen wie auch Männchen, aus den unbefruchteten Weibchen dagegen — entweder ausschließlich Männchen, oder aber außer den Männchen auch noch Weibchen, wenn auch in sehr geringer Anzahl.

Bei Tieren mit heterogoner Fortpflanzung wird das Geschlecht der geschlechtlichen Individuen ebenfalls durch gewisse Bedingungen in der Ernährung während der Entwickelung der Individuen bestimmt. Für die Daphnien und Rotatorien wurde hierauf schon weiter oben hingewiesen, ebenso für die Phylloxerinen unter den Pflanzenläusen. Es können aber auch noch weitere Bestätigungen unter den viviparen-oviparen Pflanzenläusen (*Pemphiginae* und *Aphidinae* besonders aber für die *Pemphiginae*) herangezogen werden. Die geflügelten Sexuparen hören während des Ablegens ihrer Jungen bei den meisten *Pemphiginae* mit dem Saugen auf und gegen das Ende ihrer Entwickelung enthalten sie vollständig entwickelte Embryonen von geschlechtlichen Individuen. Da nun in ihren Eiröhren nicht alle Eier zur gleichen Zeit zur Entwickelung gelangen, sondern diejenigen, welche nach dem Hinterleibsende zu in den Röhren lagen, früher, die der Brust näher liegenden dagegen später, so geht zur Evidenz hervor, dass der mütterliche Organismus nicht allen Eiern die gleiche Quantität von Nährstoff darbieten kann: die Eier, welche sich früher zu entwickeln begannen, werden eine größere, die anderen dagegen — eine kleinere Menge von Nährsubstanz erhalten. Meine eigenen Untersuchungen an Sexuparen von *Pemphigus spirothecae* Pass. haben erwiesen, dass aus den ersten Eiern große Weibchen, aus den anderen dagegen kleine Männchen hervorgehen[1]). Auf den Wurzeln von *Tussilago farfara* entwickeln sich die Männchen von *Aphis piri* Koch nach meinen Beobachtungen gewöhnlich später, nach den Sexuparen, und das gleiche habe ich auch in einem Falle bei *Rhopalosiphum nymphae* L. beobachtet.

1) Zur Biologie und Morphologie der Pflanzenläuse, T. II, p. 327 (Sep. p. 850).

Bei dem Frosche tritt die sexuelle Differenzierung auf einem verhältnismäßig späten Stadium in der Entwickelung des Individuums ein, und zwar um die Zeit der Metamorphose. Dabei werden bei den Fröschen sehr häufig Fälle von Hermaphroditismus beobachtet, besonders bei jungen Individuen, was gleichsam darauf hinweist, dass der Charakter der Entwickelung der Genitalanlagen hier gerade von äußeren Momenten in der Entwickelung des Individuums bestimmt wird. Man wird aus diesem Grunde von Versuchen mit verschiedenartiger Fütterung der Kaulquappen sichere Resultate in der Lösung der Frage über die Einwirkung der Nahrung auf die Differenzierung des Geschlechts erwarten können.

Bei den Versuchen von Born[1]) und Jung[2]) ergab eine Beimischung von Fleisch und Eiern zum Futter von Kaulquappen eine beträchtliche Erhöhung des Prozentsatzes an Weibchen (bis zu 70—95 %). Allein Cuénot[3]) gelangte auf Grund seiner Versuche zu der Schlussfolgerung, dass es „ohne Zweifel mit der Tendenz Weibchen hervorzubringen begabte Frösche gibt, welche einen Überschuss an weiblichen Eiern produzieren (der häufigere Fall) und dass es andere gibt, in deren Eiern die Geschlechter mehr oder weniger gleichmäßig verteilt sind“ (p. 489). Die verschiedenartigen Resultate der Versuche Cuénot's können jedoch durch Nichtbeachtung verschiedener Umstände (abgesehen von der Quantität und der Qualität der Nahrung) erklärt werden; gerade durch diese Umstände konnte das Resultat seiner Versuche beeinflusst werden, indem sie dem Kampf zwischen den verschiedenen Teilen des sich entwickelnden Organismus und dessen Genitalanlagen eine bestimmte Richtung verliehen. Um den Versuchen eine gewisse Bedeutung zu verleihen, dürfen bei gleichen übrigen Bedingungen (Beleuchtung, Quantität des Wassers und des darin enthaltenen Sauerstoffs etc.) nur die Qualität und die Quantität der Nahrung verändert werden. So können z. B. selbst bei reichlicher leichtverdaulicher Nahrung verschiedene andere äußere Momente es dem Organismus unmöglich machen, diese Nahrung in gehöriger Weise auszunützen, und dieser Organismus wird sogar gewissermaßen hungern können.

Düsing nahm im allgemeinen an, dass eine reichlichere Nahrung

---

1) Born, G. Experimentelle Untersuchungen über die Entstehung der Geschlechtsunterschiede. Breslauer ärztl. Zeitschr. 1881, Nr. 3 u. folg.

2) Jung, E. De l'influence de la nature des aliments sur la sexualité. C.-R. Acad. sc. Paris, T. 93, 1881, pp. 854—856. — Propos scientifiques. Paris-Genève. 1890. VIII. Influence des différentes espèces d'aliments sur le developpement de la grenouille, pp. 222—262. Influence de la qualité des aliments sur la production du sexe, pp. 263—267. Influence du mode d'alimentation des têtards sur la sexualité des grenouilles, pp. 275—286.

3) Cuénot, L. Sur la determination du sexe chez les animaux. Bull. scient. de la France et de la Belgique, T. 32, 1899, pp. 436—489.

die Entwickelung weiblicher Nachkommenschaft bedinge, ungenügende Ernährung hingegen — männlicher[1]). Allein Düsing rechnete zu den Momenten, welche ein mehr oder weniger beständiges numerisches Verhältnis der Geschlechter regulieren, auch solche, wie die Verzögerung in der Befruchtung der Individuen, die geschlechtliche Energie, das Alter der Erzeuger etc.[2]). Nach Wilkens[3]), welcher über ein reichliches, 30099 Geburten von Haustieren umfassendes statistisches Datenmaterial verfügte, hat jedoch das Alter der männlichen Erzeuger gar keinen Einfluss auf das Geschlecht der Nachkommen, ebenso die geschlechtliche Energie des Männchens sowie das Alter seines Samens; das Alter der Weibchen dagegen hat insofern Einfluss auf das Geschlecht der Nachkommen, als junge Weibchen dem Embryo bessere Ernährung bieten als alte; im Zusammenhang hiermit steht denn auch die Beobachtung, wonach junge Weibchen mehr weibliche Nachkommen hervorbringen, alte Weibchen dagegen mehr männliche Nachkommen. „Die Ernährung der Frucht im Mutterleibe," sagt Wilkens, „beeinflusst die Geschlechtsbildung derselben im allgemeinen in der Weise, dass die bessere Ernährung der Frucht die Entstehung des weiblichen Geschlechts begünstigt, die schlechtere Ernährung dagegen aber die Entstehung des männlichen Geschlechts" (p. 510). Im übrigen gibt Wilkens zu, dass bei der geschlechtlichen Differenzierung außer der Ernährung auch noch andere Einflüsse eine Rolle spielen, „weil ein und derselbe weibliche Erzeuger im gleichen Ernährungszustande nicht immer das gleiche Geschlecht erzeugt" (p. 510). Man kann jedoch nicht mit voller Sicherheit behaupten, dass alle Bedingungen der Ernährung zu verschiedenen Zeitpunkten der Entwickelung dieselben sind, indem verschiedene andere Faktoren die Resultate der Ernährung stark beeinflussen können, so z. B. die Temperatur, die Bewegung u. s. w.

Wenden wir uns nunmehr der Lösung der folgenden Frage zu: wie konnten aus gewöhnlichen Weibchen parthenogenetische Weibchen hervorgehen, oder mit anderen Worten, wie konnten die weiblichen Geschlechtsprodukte die Fähigkeit zur Teilung (Furchung) und zur weiteren Entwickelung ohne vorhergehende Befruchtung erlangen?

Die Bedeutung der Befruchtung für die Auslösung der Fähigkeit der Eier zur Teilung und Entwicklung können wir uns nach H. Spencer[4]) in der Weise klar machen, dass die Verbindung

1) Düsing, C. Die Regulierung des Geschlechtsverhältnisses etc. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 17, 1884, p. 711, 729, 740ff.

2) Ibid. p. 593, 603ff.

3) Wilkens, M. Untersuchung über das Geschlechtsverhältnis und die Ursachen der Geschlechtsbildung bei Haustieren. Biol. Centralbl., Bd. 6, 1887, p. 503.

4) Spencer, Herb. Prinzipien der Biologie. Übers. Bd. I, 3 u. 10; Bd. II, 6.

des Samenfädchens mit der Eizelle den Zustand eines gewissermaßen partiellen Gleichgewichts in dieser letzteren beeinträchtigt, wodurch dieselbe denn auch die Fähigkeit zur Teilung und Entwicklung erlangt. In dieser Beziehung kann man die Wirkung des Spermatozoons auf die Wirkung eines Reizes zurückführen, welcher eine Störung des Gleichgewichtszustandes der Kräfte im Ei hervorruft. Es versteht sich von selbst, dass das Wesentliche der Befruchtung auch nicht auf dieser Belebung oder Verjüngung des Keims beruhen kann (wie dies u. a. Bütschli, Engelmann, E. van Beneden, Maupas, Hatscheck, J. Loeb u. a. vermuten); es hat, im Gegenteil, die von Strassburger, Weissmann, O. und R. Hertwig, Boveri u. a. geteilte Auffassung viel mehr für sich, wonach das Wesentliche der Befruchtung in der Amphimixis besteht, d. h. in der Vermischung der Vererbungstendenzen verschiedener Individuen in einem neuen Lebewesen, während der Verlust der Fähigkeit zur Teilung und Entwickelung seitens der weiblichen und männlichen Geschlechtsprodukte, je nach ihrer entsprechenden Differenzierung, nur ein Mittel zur Verwirklichung der Amphimixis und demnach als ein Ergebnis der Wirkung der natürlichen Auslese zu betrachten ist. Bei einer solchen Auffassung von der Befruchtung erscheint die Belebung oder Verjüngung des Keims als ein Moment, welches die Amphimixis nur begleitet und darin besteht, dass gleichzeitig mit dem Spermatozoon ein Reiz in irgend welcher Gestalt (z. B. in Form einer speziellen chemischen Substanz) in das Ei eingeführt wird, durch dessen Anwesenheit denn auch der Zustand des partiellen Gleichgewichts im Ei gestört wird.

Allein der Erreger, welcher durch das Spermatozoon in das Ei hereingetragen wird, kann auch durch verschiedene andere Erreger, sowohl chemischer wie auch physikalischer Natur ersetzt werden, was durch verschiedene Versuche über die sogen. künstliche Befruchtung der Eier verschiedener Tiere nachgewiesen worden ist (*Bombyx mori* [A. Tichomirof][1]), Seeigel [Loeb, Delage[2]) u. a.])[2]).

1) Die künstliche Parthenogenese bei Insekten. Arch. f. Anat. u. Physiol. Suppl.-Bd. 1886.

2) Loeb, Jaques. On the nature of the process of fertilization and the artificiale production of normal larvae (Plutei) from the unfertilized eggs of the sea urchin. Amer. Journ. Physiol., Vol. 3, 1899, 135—138. — Experiments on artificial Partenogenesis in Annelids (*Chaetopterus*) and the nature of the process of fertilization. Ibid. Vol. 4, 1901, pp. 423—459. — Über Methoden und Fehlerquellen der Versuche über künstliche Parthenogenese. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 13, 1902, pp. 481—486. — Über Eireifung, natürlichen Tod und Verlängerung des Lebens beim unbefruchteten Seesternei (*Asterias Forbesii*) und deren Bedeutung für die Theorie der Befruchtung. Pflüger's Arch. f. d. gesamte Physiol., Bd. 93, 1.—2. Heft, 1902. — Winkler, Hans. Über die Furchung unbefruchteter Eier unter der Einwirkung von Extraktivstoffen aus dem Sperma. Nachr. k. Ges. Wiss.

Unter gewissen Tieren, namentlich bei den Arthropoden, Würmern, Mollusken und Echinodermen ist die sogen. zufällige oder fakulative Parthenogenese recht verbreitet[1]). Wodurch kann man nun die Entstehung einer solchen Parthenogenese erklären?

Bekanntlich erhalten die männlichen und weiblichen Genitalprodukte ihre spezifischen Eigentümlichkeiten, mit welchen sich auch der volle oder teilweise Verlust der Teilungsfähigkeit verbindet, im Anschluss an die beiden letzten Teilungen der Genitalzellen, der Spermatocyten und der Oocyten erster Ordnung — und an die Reduktion der nukleären Chromatinsubstanz auf die Hälfte. Der Verlust der Teilungsfähigkeit des Spermatozoons hängt damit zusammen, dass fast sein gesamtes Protoplasma für die Bildung des Bewegungsorgans verbraucht wurde, während der Verlust der Teilungsfähigkeit beim Ei von vielen Autoren (Vejdovsky, Boveri u. a.) mit dem Verlust oder der Schwächung des Zentrosoms in Zusammenhang gebracht wird, in welch letzterem viele Autoren das kinetische Zentrum der Zelle erblicken. Nach dieser Auffassung wird die Teilungsfähigkeit des Eies erst mit dem Eintritt des Zentrosoms des Spermatozoons in dasselbe wieder hergestellt[2]). Jedenfalls

---

Göttingen. Math.-phys Kl. 1900, Heft 2. — Morgan, T. H. The Actions of Salt-Solution on the Unfertilized and Fertilized Eggs of *Arbacia*, and of other Animals. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 8, 1899, p. 448—539. — The effect of strychnine on the unfertilized eggs of the sea-urchin. Sci. XI, 1900, pp. 178—180. — Further Studies on the Action etc. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 10, 1900, p. 489—524. — Wilson, Edm. Experimental Studies in Cytologie. 1. A cytological Study of Artificial Parthenogenesis in Sea-urchin Eggs. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 12, 1901, pp. 529—596. — Delage, Jves. L'acide carbonique comme agent de choix de la parthénogénèse expérimentale chez les Astéries Compt. rend. Acad. sc., Paris, T. 135, 1902. pp. 570—573. — Sur le mode d'action de l'acide carbonique dans la parthénogénèse expérimentale. Ibid., pp. 605—608 u. s. w.

1) Von Interesse in dieser Hinsicht sind die Beobachtungen und Versuche von J. Th. Oudemans an Faltern von *Ocneria dispar*, welche sich aus im jungen Alter kastrierten Raupen entwickelt hatten, wobei diese letzteren ihrer im 8. Segmente liegenden primären Genitaldrüsen beraubt worden waren. Aus solchen Raupen schlüpften Männchen und Weibchen von normalem Aussehen aus, worauf die Männchen sich sowohl mit kastrierten als auch mit normalen Weibchen paarten. Die von letzteren, nach der Paarung mit kastrierten Männchen abgelegten Eier ergaben Raupen, während die ohne vorhergehende Paarung abgelegten Eier eintrockneten (Falter aus kastrierten Raupen. Zool. Jahrb. Abt Syst. Bd. 12, 1898, pp. 71—88).

2) Taschenberg, O. Historische Entwickelung der Lehre von der Parthenogenesis. Halle 1892. — Viguier, C. Contribution à l'étude des variations naturelles ou artificielles de la parthénogénèse. Annales d. sciences natur. VIII. série. Zool. et Paléont., T. XVII, 1903 u. s. w. — Es ist für die Wirbeltiere auf Fälle von Parthenogenese hingewiesen worden, welche sich, wenigstens auf die Anfangsstadien der Entwickelung (Eifurchung) beschränkten. Allein E. Pflüger (Über die parthenogenetische Furchung der Eier der Amphibien. Arch. f. d. ges. Phys. Bd. 29, 1882) leugnet die Parthenogenese für die Frösche („kein Batrachier furcht sich ohne Befruchtung") und in letzterer Zeit Bonnet — überhaupt für alle Wirbeltiere (R. Bonnet. Gibt es bei Wirbeltieren Parthenogenesis? Merkel's und Bonnet's

verliert das Spermatozoon als Zelle die Fähigkeit zur Teilung vollständig, während das Ei diese Fähigkeit bewahrt, wenn auch nur unter der Bedingung einer Befruchtung durch ein Spermatozoon oder in anderen Fällen — unter der Einwirkung irgend welcher Reize. Das Ei als Zelle ist demnach weniger spezialisiert als das Spermatozoon. Allein dieser verschieden hohe Grad der Spezialisierung bei den — männlichen und weiblichen — Genitalprodukten ist jedenfalls schon durch die vorhergehenden Teilungen der Genitalzellen vorbereitet und steht vielleicht gerade mit der Anzahl der vorhergegangenen Generationen von ursprünglich in geschlechtlicher Hinsicht indifferenten Genitalzellen im Zusammenhang.

Die zufällig oder fakultativ parthenogenetischen Eier sind augenscheinlich etwas weniger spezialisiert, da sie sich schon unter der Einwirkung normaler Erreger aus dem umgebenden Medium teilen können. Diese geringere Spezialisierung kann mit der größeren Quantität von Chromatin und der Erhaltung des Zentrozoms im Zusammenhang stehen und muss jedenfalls während der Reifung des Eis fixiert werden. In normal porthenogenetischen Eiern (bei Daphnien, Pflanzenläusen, in den weiblichen Eiern der Rotatorien u. a. m.) wird die geringere Spezialisierung durch den Ausfall der zweiten Teilung des Ovozyten erster Ordnung oder, mit anderen Worten, durch den Ausfall der Bildung des zweiten Richtungskörperchens erreicht. In gewissen Fällen dagegen, wie z. B. bei *Artemia salina* wird in einem Teil der Eier zwar eine zweite Richtungsspindel angelegt, in welcher die Aequatorialplatte eine Teilung in zwei Tochterplatten erfährt, allein es kommt dabei nicht zur Abschnürung des zweiten Richtungskörperchens; im Gegenteil, die beiden Tochterplättchen rekonstruieren sich zu zwei Kernen, welche dicht aneinanderliegend nach dem Zentrum des Mutterkerns wandern. In diesem Falle vereinigt sich der zweite Richtungskern mit dem

---

Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte. 9. Bd., 1899—1900. II. T., pp. 820—870). Theoretische Betrachtungen zwingen uns jedoch, auch für Wirbeltiere die Möglichkeit einer zufälligen, wenn auch auf die Anfangsstadien beschränkten, Parthenogenese anzunehmen. Eine solche zufällige Parthenogenese ist besonders dann möglich, wenn gewisse Bedingungen vorliegen, so z. B. günstige Ernährungsbedingungen für den mütterlichen Organismus (und damit auch für die Genitalzellen) während der Bildung und Reife der Eier. Es kann hier u. a. auch auf Moquin-Tandon hingewiesen werden, welcher eine allerdings bald unterbrochene und unregelmäßige Furchung unbefruchteter Eier des Grasfrosches beobachtet hat (Sur le développement d'oeufs de grenouille non fécondés. C.-R. Acad. sc. Paris. T. 81. pp, 408—411; diese Beobachtungen finden sich bei Bonnet nicht erwähnt). Vor allem ist natürlich eine sogen. künstliche Parthenogenese möglich, wie sie durch gewisse Reize (chemischer oder physikalischer Natur) hervorgerufen wird. Allein es ist auch sehr wohl möglich, dass die Bedingungen des Lebens der Wirbeltiere eine weitgehende und regelmäßige Parthenogenese nicht zustande kommen lassen, was übrigens eine ganz spezielle Frage darstellt.

Eikern oder das zweite Richtungskörperchen vereinigt sich mit dem Ei, wie dies von Boveri[1]) und O. Hertwig[2]) noch früher nur vermutet worden war.

Da ein Teil der *Artemia*-Eier sich auf die bei normalen parthenogenetischen Eiern übliche Weise entwickelt, d. h. unter Ausscheidung nur eines Richtungskörperchens, so betrachtet Brauer *Artemia* als eine Form, welche sich auf dem Wege zur vollkommen parthenogenetischen Fortpflanzung befindet[3]). Allein in gewissen Fällen bilden sowohl fakultativ wie auch normal parthenogenetische Eier zwei Richtungskörperchen. So bilden sich bei *Ocneria dispar* nach Platner[4]), bei der Honigbiene nach Blochmann[5]), sowohl in befruchteten als auch in parthenogenetischen Eiern je zwei Richtungskörperchen oder richtiger gesagt Kerne und ebenso werden auch nach Lauterborn[6]) bei den männlichen parthenogenetischen Eiern von *Asplanchna* (Rotatoria) zwei Richtungskörperchen gebildet.

In diesen Fällen behalten die Eier die Fähigkeit zur Teilung auch bei reduzierter Chromatinsubstanz bei, obgleich Brauer die Beobachtungen von Platner und Blochmann anzweifelt und speziell bezüglich der Eier von *Ocneria dispar* die Vermutung ausspricht, dass, indem hier nicht alle unbefruchteten Eier zur Entwickelung gelangen, als derartige Eier sich gerade diejenigen davon erweisen könnten, in welchen je zwei Richtungskörperchen vollständig gebildet wurden. Allein die Möglichkeit einer Teilung von Zellen mit reduzierter Chromatinsubstanz ergibt sich aus den Versuchen über die Befruchtung von Stücken von Seeigeleiern mit Spermatozoen ohne Kern (O. Hertwig, Boveri, Y. Delage). Vielleicht wird in solchen Fällen, wie Weismann und Bergh vermuten, die reduzierte Kernsubstanz durch Wachstum wiederhergestellt[7]).

In denjenigen Fällen, wo die Bildung des zweiten Richtungskörperchens ausfällt, ist es ohne weiteres klar, dass das Ei weniger spezialisiert sein wird, oder mit anderen Worten, dass in dem Ei

---

1) Boveri, Th. Befruchtung, in Merkel's und Bonnet's Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte. Bd. I, 1891, p. 386ff.

2) Hertwig, O. Die Zelle und die Gewebe. I. 1892. V. II, 1a.

3) Brauer, A. Zur Kenntnis der Reifung des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von ***Artemia salina***. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 43, 1894, p. 162ff.

4) Platner, G. Die erste Entwickelung befruchteter parthenogenetischer Eier von ***Liparis dispar***. Biol. Centralbl. Bd. 8, 1888/9, p. 521ff.

5) Blochmann, F. Über die Zahl der Richtungskörper bei befruchteten und unbefruchteten Bieneneiern. Morph. Jahrb. Bd. 15, p. 85ff.

6) Erlanger, R. von und Lauterborn, R. Über die ersten Entwickelungsvorgänge im parthenogenetischen und befruchteten Rädertierei (***Asplanchna priodonta***). Zool. Anz. Bd. 20, 1897, p. 452ff.

7) Weismann, A. Amphimixis. 1891. – Bergh, R. S. Vorlesungen über allg. Embryologie. Wiesbaden 1895.

ein etwas geringeres partielles Gleichgewicht (welches daher auch leichter beeinträchtigt werden kann) vorhanden sein wird, als in denjenigen Fällen, wo es zur Bildung eines zweiten Richtungskörperchens kommt. Wodurch sich aber die geringere Spezialisierung des parthenogenetischen Eies bei der Bildung zweier Polkörperchen erklären lässt, ist einstweilen schwer zu sagen.

Jedenfalls sprechen einige Angaben dafür, dass auch die Bildung der fakultativ parthenogenetischen Eier unter der Bedingung reichlicherer Ernährung des mütterlichen Organismus vor sich geht, bisweilen vielleicht im Zusammenhang mit einer Erhöhung der Temperatur. Nach den Beobachtungen von Barthelémy[1]) bringen nur die parthenogenetischen Sommer-Weibchen von *Bombyx mori* eine parthenogenetische Generation hervor und zwar in demselben Jahre, während die überwinterten unbefruchteten Eier keine Larven ergeben. Die von Barthelémy angegebenen Unterschiede lassen sich nur dadurch erklären, dass im Sommer bei der Entwickelung von Schmetterlingen überhaupt günstigere Ernährungsbedingungen vorliegen können, obgleich im gegebenen Fall auch die höchste Temperatur einer der Ernährung analoge Wirkung ausüben konnte. In dieser Hinsicht kann auf die bei Siebold erwähnten Beobachtungen von Boursier hingewiesen werden, wonach Larven nur denjenigen unbefruchteten Eiern von *Bombyx mori* entschlüpften, welche der Wirkung der Sonne ausgesetzt wurden.

Augenscheinlich besitzen alle Tiere überhaupt, und nicht nur einige unter ihnen, die Fähigkeit zur parthenogenetischen Fortpflanzung, allein diese Fähigkeit kann nur unter gewissen Bedingungen der Existenz einer Art zu Tage treten, und zwar, wie man vermuten darf, dann, wenn die Spezies je nach den Eigentümlichkeiten ihrer Organisation in bessere Ernährungsbedingungen gerät. Jedenfalls tritt zuerst eine zufällige oder fakultative Parthenogenese auf, aus welcher sich dann eine reguläre Parthenogenese entwickeln kann, wenn dies für die betreffende Art überhaupt von Vorteil ist. Ist aber einmal eine reguläre Parthenogenese im Generationszyklus aufgetreten, so können die parthenogenetischen Weibchen kraft der eintretenden Arbeitsteilung zwischen ihnen bei der zyklischen Fortpflanzung immer mehr und mehr von dem Bau der geschlechtlichen Weibchen abweichen u. s. w.

In welcher Richtung konnten und können sich nun die parthenogenetischen Weibchen verändern?

Wir haben bereits oben darauf hingewiesen, dass in dem Generationszyklus verschiedener Tiere die parthenogenetischen Weibchen sich unter den am meisten günstigen Ernährungsbedingungen ent-

---

1) Barthelémy. Études et considérations générales sur la parthénogénèse. Ann. des sc. nat. IVe sér. Zool. T. XII, 1859.

wickeln, wie sie sich für jede betreffende Art zu dieser oder jener Zeit darbieten. Auf Grund unserer Betrachtungen der bei der Entwickelung der Männchen und Weibchen herrschenden Verhältnisse können wir annehmen, dass je günstiger sich die Ernährungsbedingungen während der Entwickelung des Organismus gestalten, um desto stärker und rascher sich auch die Genitalzellen entwickeln und zur Reife gelangen, werden, wenn gleich sie sich dabei auch weniger spezialisieren, und um desto weniger sich auch verschiedene Organsysteme differenzieren werden. Bei vorhandener reichlicher Nahrung werden die Zellen der Genitalanlagen keinen Kampf um die ihnen in dem sie umgebenden ernährenden Medium gebotene Nahrung unter sich auszufechten haben, und wenn ein solcher Kampf auch stattfindet, so wird dies doch nur in einem sehr geringen Grade der Fall sein; jedenfalls werden sie immer in Bezug auf die Nahrung dem sie umgebenden Organismus gegenüberstehen, auf dessen Kosten sie gleichsam sich entwickeln werden. Bei ungenügender Nahrung hingegen werden diese Zellen nicht nur später zur Reife gelangen, sondern auch einen Kampf unter einander beginnen, indem die einen sich auf Kosten anderer entwickeln werden.

Derartige Beziehungen sehen wir denn auch bei der Entwickelung der parthenogenetischen (spontanen) und der befruchteten (latenten) Eier der Daphnien und Pflanzenläuse. Die sogen. Sommer-Eier (richtiger spontanen Eier) der Daphnien werden ein jedes auf Kosten einer Eigruppe gebildet, wobei sie die zur weiteren Entwickelung notwendige Nahrung unmittelbar auf Kosten des ernährenden Mediums im Innern des mütterlichen Organismus beziehen; die sogen. Wintereier (latenten Eier) dagegen, werden ein jedes auf Kosten mehrerer, bis zu 12 Eigruppen gebildet[1]). Wie leicht zu ersehen ist, beginnen die Eigruppen in letzterem Falle gleichsam auch einen Kampf unter einander und nicht nur mit dem Organismus. Diese wie auch jene Eier können bei den Daphnien bei ein und demselben parthenogenetischen Weibchen zur Ausbildung gelangen. Ganz ebenso entwickeln sich die Eizellen bei den parthenogenetischen viviparen Weibchen der Pflanzenläuse nach ihrem Austritt aus der Endkammer auf Kosten des nährenden Mediums des mütterlichen Organismus, wogegen bei den geschlechtlichen Weibchen die Eizellen während ihres Heranreifens hauptsächlich auf Kosten der Zellen der Endkammer heranwachsen, welche in diesem Falle Dotterzellen werden; dabei sind die jungen Eier mit dem zentralen Teil der Endkammer durch mehr oder weniger lange Eistiele verbunden, längs welchen der Dotter aus den Endkammern gewissermaßen nach den Eiern hinüber geleitet

---

1) Weismann, A. Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 26.

wird[1]). Schon aus diesem Grunde produzieren die geschlechtlichen Weibchen der Pflanzenläuse, selbst bei gleicher Größe mit den parthenogenetischen, verhältnismäßig nur sehr wenig latente Eier.

Allein bei den Pflanzenläusen treten derartige Verhältnisse, im Gegensatz zu den Daphniden, nicht erst im reifen Zustand des Individuums ein, sondern sehr früh während der Entwickelung desselben, und durch diese Verhältnisse wird auch die Differenzierung des sich entwickelnden Individuums bedingt — zu einem parthenogenetischen oder zu einem geschlechtlichen Weibchen. Der Unterschied in der Entwickelung der oviparen geschlechtlichen und der viviparen parthenogenetischen Weibchen der Pflanzenläuse besteht anfänglich darin, dass bei den viviparen Weibchen die Eier sich schon während der embryonalen Periode zu bilden und zu entwickeln beginnen, während bei den oviparen Weibchen die Bildung der Eier erst im larvalen Zustand beginnt, demnach später als bei den viviparen Weibchen. Im Zusammenhang mit der frühzeitigeren Bildung der Eier bei den parthenogenetischen viviparen Weibchen steht aber auch die geringere Differenzierung des Genitalapparats, sozusagen seine Verkümmerung, wie sie in dem Fehlen des Receptaculum seminis und der Schmierdrüsen zu Tage tritt. Bei den geschlechtlichen oviparen Weibchen treten diese akzessorischen Teile des Genitalapparates jedoch erst in der larvalen Periode auf.

Bei den Pflanzenläusen finden wir jedoch nicht, dass die geschlechtlichen Weibchen durch die Kompliziertheit ihrer Organisation die parthenogenetischen Weibchen beträchtlich übertreffen. Dieses Verhalten lässt sich aber, worauf wir schon weiter oben hingewiesen haben, durch die mit der Zeit eingetretene Arbeitsteilung zwischen den verschiedenen Generationen der Läuse erklären, was bei einigen Formen sogar eine Reduktion des Rüssels und des Darms bei den geschlechtlichen Individuen hervorgerufen hat. Erst eine Vergleichung mit der ursprünglichen geflügelten Form von geschlechtlichen Weibchen der Pflanzenläuse lässt die jetzigen parthenogenetischen Weibchen, namentlich die flügellosen, dem Larvenstadium näher stehend erscheinen. Überhaupt kann der erwähnte Satz nur im allgemeinen eine Gültigkeit haben, indem die

---

1) Claus, C. Beobachtungen über die Bildung des Insekteneies. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 14, 1864.

G. Balbiani teilt diese Ansicht über die Bedeutung des Eistieles der abortiven Endkammerzellen bei den eierlegenden Weibchen nicht. (Mémoire sur la génération des *Aphides*. Ann. d. sciences natur., série V, t. XIV, Art. 9, pp. 24—25). Dagegen wird die Richtigkeit der Auffassung von Claus durch meine eigenen Beobachtungen durchaus bestätigt. An Sagittalschnitten durch ovipare Weibchen von *Lachnus pineus* Mordw. u. a. m., welche mit Boraxkarmin gefärbt worden waren, kann man deutlich erkennen, wie sich der stärker gefärbte Inhalt der Endkammer gleich einem Strahl durch den kurzen Eistiel in das Innere des verhältnismäßig schwach gefärbten Dotters des Eies ergießt.

natürliche Auslese auch bestimmte Eigentümlichkeiten rein adaptiven Charakters mit bestimmten Entwickelungsstadien in Verbindung bringen kann.

In sehr ausgesprochener Form tritt der oben entwickelte Satz in der Pädogenese von *Heteropeza* Winnertz (*Miastor* Mein.) unter den Cecidomyiden und besonders bei den digenetische Trematoden zutage.

Bei *Heteropeza* wird die Fähigkeit zur Fortpflanzung schon im Larvenstadium erlangt, wobei die Larven nicht einmal ihre endgültige Entwickelung erreichen, indem z. B. die Eileiter rudimentär bleiben, während die Genitalanlagen unter einer gemeinsamen Zellhülle direkt in Eikammern zerfallen, in welchen die Eier sofort ihre Entwickelung beginnen. Im Gegensatz zu diesen pädogenetischen Larven müssen die Fortpflanzungsprodukte bei den geschlechtlichen geflügelten Weibchen den Zustand der Reife erst am Schluss der vollständigen Entwickelung und Verwandlung des Insekts erlangen, aber zu gleicher Zeit entwickeln sie sich bei den geflügelten Weibchen in geringerer Zahl als bei den viviparen Larven. Bei den geflügelten Weibchen erreichen demnach die Genitaldrüsen mit ihren Produkten eine schwächere Entwickelung als bei den viviparen Larven, während sie doch in bezug auf den Grad der Differenzierung des Genitalapparates diese letzteren weit übertreffen. Die Larven der geschlechtlichen Individuen sind im allgemeinen von geringerer Größe als die viviparen Larven; allein man bemerkt bei ihnen nach N. Wagner[1]) bereits Merkmale einer Differenzierung des zentralen Nervensystems in Gestalt einer Verschmelzung der auf die Kopfganglien folgenden Ganglien zu einer langen zylindrischen Masse, ja bisweilen sogar eine Verkürzung desselben, während das zentrale Nervensystem der viviparen Larven, abgesehen von dem supra- und dem suboesophagealen aus drei thorakalen und sieben abdominalen Ganglien besteht.

Bei den digenetischen Trematoden sind verhältnismäßig viel jüngere Larvenstadien zur Fortpflanzung fähig (die sich in Sporocysten verwandelnden Miracidien, die Redien), wobei die gesamte Genitalanlage, ohne einer weiteren Differenzierung zu unterliegen, direkt in entwicklungsfähige Genitalzellen zerfällt, während einige schon in der Entwickelung begriffene Organe in derselben gehemmt oder gar reduziert werden, wie z. B. die Anlage des Darms bei der Verwandlung der Miracidien in Sporocysten und ebenso die Punktaugen. Die Zahl der Generationen der Genitalzellen bis zu den entwickelungsfähigen Zellen ist stark reduziert. Man könnte sogar vermuten, dass selbst solche Genitalzellen entwickelungsfähig sein

1) Wagner, N. Beitrag zur Lehre von der Fortpflanzung der Insektenlarven. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 13, 1863, p. 513f. — Über die viviparen Gallmückenlarven. Ibid. Bd. 16, 1865, p. 106f.

werden, welche die gewöhnlichen Reifeerscheinungen nicht durchgemacht haben, was gewöhnlich ein Merkmal des eintretenden Gleichgewichts der Kräfte in der Eizelle darstellt und mit deren Wachstum (Oocyt) zusammenhängt. Allein nach Reuss (1902) geben diese Genitalzellen doch die Richtungskörperchen ab[1]).

Die Redien erreichen im Vergleich mit den Sporocysten eine höhere Stufe der Differenzierung, d. h. bei den Redien werden auf einem etwas höheren Entwickelungsstadium stehende Individuen fortpflanzungsfähig. Einem solchen Verhalten müssen sich verschlimmernde Ernährungsbedingungen entsprechen, was in Wirklichkeit auch mehr oder weniger der Fall ist. Augenscheinlich findet das Miracidium bei dem Eindringen in einen Teil des Molluskenkörpersin dem umgebenden Medium bessere Ernährungsbedingungen für sich als die zuerst innerhalb der Sporocyste sich entwickelnden Redien. Vor allem aber werden bei einem Zunehmen der Redienzahl die neuen Generationen von Redien sich bei immer ungünstiger werdenden Ernährungsbedingungen entwickeln. Schließlich werden aus den Genitalzellen der Redien statt solcher noch höher differenzierte Larven zur Entwickelung gelangen, die sogen. Cercarien, d. h. Larven hermaphroditischer Individuen.

Einige Hinweise auf den Ursprung der gegenwärtig bei der Entwickelung der Redien und Sporocysten beobachteten Verhältnisse geben uns die Beobachtungen von Zeller (1872, 1876) über die postembryonale Entwickelung von *Polystomum integerrimum*. Bei normalem Verlaufe dringen die schwimmenden *Polystomum*-Larven in die Kiemenhöhle verhältnismäßig ausgewachsener Kaulquappen ein, welche der Metamorphose entgegensehen. In der Kiemenhöhle beginnt erst die Metamorphose des Parasiten, worauf dieser letztere, nachdem er eine Länge von 0,4 mm erreicht hat, in das Rectum und die Harnblase übersiedelt. Allein hier geht seine Entwickelung nur sehr langsam vor sich, der Parasit erreicht nach einem Jahre bloß 1,2—1,5 mm Länge und wird erst etwa im dritten Jahre fortpflanzungsfähig. Dringen jedoch die Larven von *P. integerrimum* in die Kiemenhöhle sehr junger Kaulquappen ein, was unter künstlichen Bedingungen sehr leicht erreicht werden kann, so geht ihre Entwickelung bei reichlicher Ernährung auch bedeutend rascher vor sich, wobei der Parasit schon in der fünften Woche 2 mm Länge erreicht, Eier produziert, und in verschiedener Hinsicht von der normalen Entwickelung (innerhalb der Harnblase des Frosches) abweicht: während der sogen. Keimstock mehr entwickelt und in die Länge gezogen ist, als bei den *Polystomum* aus der Harnblase. sind die Dotterstöcke und Hoden schwächer entwickelt, statt zahl-

1) Reuss, H. Beobachtungen an der Sporocyste und Cercarie des *Distomum duplicatum* Baer. Zool. Anz. Bd. 15, 1902, p. 375—379.

reicher Hoden ist nur eine kugelige Drüse vorhanden und die Spermatozoen selbst sind kürzer und ohne Kopf; die Vaginalöffnungen (Seitenwülste) mit den sich an dieselben anschließenden Kanälen kommen bei den Kiemenhöhlenpolystomen überhaupt nicht zur Entwickelung, so dass die Paarung mit einem anderen Individuum unmöglich wird; ein Uterus fehlt und des Ootyp mündet direkt nach außen. Dabei sind die Haken der Haftscheibe nicht nur kleiner, sondern auch anders gestaltet, indem die krallenförmige Spitze kaum gekrümmt ist, und sich nur undeutlich gegen den Körper des Hakens absetzt, während dieser selbst rudimentär bleibt [1]).

Eine solche Entwickelung des Individuums unter der Einwirkung erhöhter Ernährung konnte man indessen schon a priori erwarten.

Di un nuovo cestode del genere Davainea Blanch.

Ricerche del Dott. Pasquale Mola.

Nel gozzo di un' Aquila del Bonelli (*Niseatus fasciatus*), catturata sulle rocce d' Ittiri (Sassari), rinvenni una *Lacerta muralis*, la quale presentava nella cavità peritoneale alcune cisti. Esaminate le osservai: che esse sono formate da una membrana connettivale alquanto spessa nel cui interno contengono un liquido limpido, debolmente vischioso, in mezzo al quale si trova un piccolo cisticerco.

Questo è costituito da una vescicola ovalare lunga mm 1 e larga mm 0.80. Anteriormente si osservano delle pieghe trasversali molto ravvicinate, dove apparisce evidente l' invaginazione, che è tinta in giallo più intenso del rimanente del corpo. Numerosissimi corpuscoli calcari lasciano difficilmente trasparire lo scolice invaginato. Questo però con una leggera pressione esercitata sulla parte posteriore della vescicola vien fuori come un bottone, di aspetto cupoli forme, tetragonale e con quattro robustissime ventose, relativamente grandi alla piccolezza del cisticerco, di forma ellissoidali.

Una lieve depressione si nota all' estremo apicale dello scolice e nel mezzo allo quattro ventose, però in tale inizio d' invaginamento non si osserva nessuna armatura.

Il cercine delle ventose presenta dei caratteristici puntini intensamente colorati e disposti concentricamente; di una interpetrazione dubbia, ma che però si può attribuire ad un primo stadio di uncini.

Le figure illustrano tali forme di cisticerchi (fig. 1ª e 2ª).

Questa forma cistica si deve riferire ad un cestode trovato nei ciechi della stessa aquila, la cui descrizione forma parte della presente nota.

L' unico esemplare da me posseduto misura mm 55: anteriormente è ristretto e va in senso distale gradatamente allargandosi.

1) Cit. nach M. Braun. Vermes. In Bronn's Klassen u. Ordn., Bd. IV, Abt. Ia, p. 503—506.

Lo scolice (fig. 3ª) è quadrangolare, piccolissimo, poco o nulla distinguibile dal sottostante collo: esso all' apice si presenta troncato e al centro apicale si nota un infundibulo, che a metà della sua altezza è guernito da una corona di piccolissimi uncini. Questi hanno forma di falciuola con manico piccolo e lama, lunga, e ricurva; sulla guardia si trova appiccicato un altro robusto e corto uncino, leggermente curvo fig. 4 (*a*). Le quattro ventose, ovolari e laterali, di rilevante grandezza presentano il cercine armato di uncini. disposti concentricamente e a triplice ordini; la loro forma è rappresentato dalla fig. 4 (*b*): un manico ottuso all' estremo, guardia ridotto ad un bitorzolo, e lama ricurva e acuminata; l' aspetto nell' assieme è quello di rivoltella a canna ricurva su sè stessa.

Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 4.



Segue allo scolice un collo lungo circa mm 3. Le prime proglottidi, giovanissime, sono larghe mm 0.350 e lunghe mm 0.20; le mediane, come le ultime, presentano dimensioni molto maggiori però la loro forma è sempre trapezoide. Il numero delle pro; glottidi dello strobilo è abbastanza considerevole. circa 100.

Le aperture genitali sono marginali e irregolarmente alterne. L'atrio genitale si apre all' esterno per uno strettissimo foro arrotondato, marginale, situato verso il terzo anteriore di ciascuna proglottide.

In fondo all' atrio sboccano le aperture genitali, la maschile in alto e la femminile immediamente in sotto.

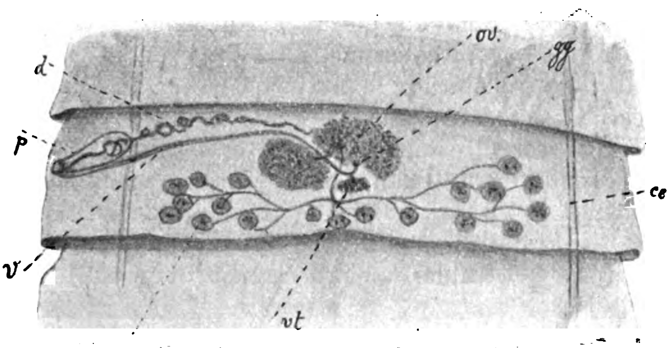
Gli organi genitali sono contenuti nella zona centrale tra i dotti escretori; anteriormente si notano gli organi femminili, posteriormente i maschili.

La figura a margine lascia meglio orientarsi sulla loro posizione. (fig. 5).

I testicoli ascendono al numero di 18 a 20; da ciascuno di esso ha origine un canalino efferente, breve, che si unisce a quello del testicolo contiguo, in un canalino di maggior diametro, il quale a sua volta, confluisce con un canalicolo omologo, formandone uno più grosso, e così di seguito, fino alla formazione del deferente, il quale ha inizio posteriormente alla proglottide e nella linea mediana. Ivi con un cammino poco tortuoso si porta anteriormente e dietro agli organi femminili, mantenendosi quasi medianamente alla proglottide.

Ad un quarto del margine anteriore obliqua il cammino verso l'apertura genitale, e con numerose e circonvolute anse, passando in fuori ai canali escretori longitudinali, penetra nella tasca del

Fig. 5.



Spiegazione della figura: *ce*, canali escretori; *d*, deferente; *gg*, glandole del guscio; *ov*, ovario; *p*, pene; *t*, testicoli; *v*, vagina; *vt*, vitellogeno.

pene: in questa diviene dotto eiaculatore, l'attraversa tutta e va a sboccare all'apice del pene.

La tasca del pene è abbastanza grande, capace di accogliere il dotto eiaculatore e il lungo e sottile pene.

Nel mezzo della proglottide giace l'ovario; esso è formato da due lobi, globosi, disposti obliquamente ai lati della proglottide e congiunti tra loro da un sottile ponte ovarico mediano (collettore ovarico).

Da questo si diparte l'ovidotto che decorre obliquo in basso verso il centro della proglottide, ove ripiega ad ansa, per risalire anteriormente verso l'utero, disponendosi ventralmente e nel mezzo dell'articolo.

Posteriormente all'ovario è situata la glandola vitellina; che è piccola, reniforme ed è costituita da numerosi granuli vitellini fortemente colorabili. Il vitellodutto è breve e sbocca nell'ovidotto nel punto che esso fa ansa.

Le glandole del guscio sono formate da piccole cellule, clavi-

forme, involgenti l'ovidotto a poca distanza dell'ansa nella porzione ascendente.

La vagina è un lungo tubo, situata posteriormente alla tasca del pene, che corre parallelamente all'asse trasverso della proglottide dall'atrio genitale fino all'ovario; nessuna dilatazione presenta lungo il percorso, il suo calibro è quasi uniforme. Essa sbocca nell'ovidotto a pochissima distanza dal collettore ovarico.

L'utero nelle giovani proglottidi è rappresentato da un breve ed esile tubo; allo stato di maturità completa occupa tutto lo strato mediano, compreso fra i dotti escretori longitudinali.

La vasta cavità uterina è suddivisa imperfettamente in numerose e piccole cellette, da tessuto parenchimatoso, nelle quali si trovano le uova in numero di 1—3 con le larve esacante. La forma delle cellette uterine è diversissima, dalla rotonda alla poliedrica.

Le uova presentano un guscio sottilissimo e trasparente; le larve sono rotonde e piccolissime.

A maturità completa non si osserva nessuna traccia degli organi genitali, essi si sono atrofizzati.

Il sistema escretore nello strobilo è costituito da due coppie laterali di canali longitudinali, che decorrono parallelamente nel piano mediano; in ciascuna coppia il canale anteriore (ventrale) ha un calibro quadruplo di quello posteriore (dorsale). I cordoni nervosi percorrono lo strobilo, al lato esterno dei vasi escretori principali.

Lo strato cuticulare esterno non presenta nessuna produzione ectodermale, esso è liscio; la sub-cuticula è rappresentato da uno strato di cellule, numerosissime e ben visibili nei preparati in toto.

La posizione sistematica del parassita in parola vien chiaramente determinata dalle caratteristiche, che esso presenta: l'armatura alle ventose e all'infundibulo, e i caratteri degli organi genitali fanno ascrivere al genere *Davainea* il cestode innanzi descritto. Però per caratteri proprî debbo ritenere la specie, come non ancora descritta, la quale dedico, in segno di stima e riconoscenza, al professore R. Hertwig dell'Università di Monaco, nominandola: *Davainea* Hertwigi.

Il ciclo evolutivo di questa nuova specie, per quello innanzi detto, si compie tra la *Lacerta muralis* e il *Niseatus fasciatus*.

Sassari, maggio 1907.

Bibliografia.

1878. Lintow, O. von. Compendium der Helminthologie: Hannover.

1878. — Nachtrag (1878—1889): Hannover.

1891. Blanchard, R. Notices helminthologiques 2 ser. (Mem. de la soc. zool. de France. T. IV, Paris 1891, p. 420—443 avec 37 fig.).

1900. Braun, M. (Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Würmer: *Cestoda*: Leipzig (1894—1900).

Zur Psychobiologie der Hummeln. I.

Von Dr. H. v. Buttel-Reepen, Oldenburg i. Gr.

Inhalt.

Die sozialen Insekten haben in den letzten Jahren eine Anzahl neuer Bearbeiter gefunden, zu denen sich jetzt W. Wagner gesellt (1). Die Untersuchung der Psychobiologie der Hummeln, welche Wagner vornimmt, geschah zum Teil aus soziologischen Gründen. Es lag ihm daran, die Widersprüche aufzuklären: „die darin bestehen, dass die einen Forscher bemüht sind, die sozialen Probleme unserer Zeit durch Hinweise auf die Biologie der gesellig lebenden Tiere zu begründen (? v. B.), die anderen dagegen bemüht sind — den Beweis zu liefern, dass ein solcher Versuch jeder wissenschaftlichen Grundlage entbehrt."

Beide Charakterisierungen treffen aber wohl kaum die Sachlage. Unter ernst zu nehmenden Soziologen spielen diese Extreme keine Rolle.

Wagner sucht ferner durch seine Arbeit Material herbeizubringen zur „Beantwortung der Frage, ob das Zusammenleben der Insekten als ein Glied auf dem Wege der in der Staatenform der menschlichen Gesellschaft gipfelnden Evolution der Geselligkeit im Tierreiche betrachtet werden kann oder ob dieses Zusammenleben kein derartiges Glied darstellt."

Sollte es wirklich nötig sein, eine solche abstruse Idee heutigen Tages noch zu widerlegen?

Die Beobachter der sozialen Insekten haben in den letzten 5—10 Jahren eine solche Fülle von Ideen und zum Teil wohlbegründeten Hypothesen über die Staatenbildung und die psychobiologischen Verhältnisse auf Grund eingehender Untersuchungen geäußert, dass hinfort mit diesem Material gerechnet werden müsste. Ich vermisse vielfach diese notwendige Berücksichtigung bei Wagner, finde dagegen mehrfach Ideen mit Nachdruck vertreten, die schon lange von anderer Seite geäußert wurden. Es ist möglich, dass diese Hinweise im zweiten noch ausstehenden Teile erfolgen, doch wären sie nach der Anordnung des Stoffes schon jetzt wohl erforderlich gewesen.

Der Hauptwert der Arbeit liegt in den zahlreichen biologischen Beobachtungen.

Bastardierung. Wagner weist auf die große Variabilität, auf die Polychromie und den Polymorphismus der Hummeln hin unter Heranziehung der Hoffer'schen Beobachtung (1885), welcher in

einem Neste fast sämtliche Varietäten von *Bombus terrestris* auffand. Hier wären auch die einschlägigen Beobachtungen von Friese und v. Wagner zu nennen gewesen (2).

Als Ursachen dieser Erscheinungen sieht Wagner die „weitgehende Kreuzung zwischen den verschiedenen Arten“ an, obgleich er der Ansicht ist, dass „die Bastarde weder überwintern noch eine Nachkommenschaft erzeugen“!! und zweitens liegt nach ihm eine weitere Ursache des Polymorphismus „vielleicht in jener fehlenden Übereinstimmung (désaccord) zwischen dem durch die herbstlichen Bedingungen der Umgebung differenzierten Keimplasma und den Frühjahrsbedingungen, welche Marchal für die Grundbedingungen des geschlechtlichen und sozialen Di- und Polymorphismus hält“. Diese Marchal'sche Hypothese ist mir unbekannt und da keine nähere Literaturangabe gemacht ist, vermag ich mich zurzeit auch nicht näher zu orientieren. Die vorliegende Fassung lässt den eigentlichen Sinn nicht hervortreten und bleibt daher unverständlich.

Solitäre Instinkte und Überwinterung. Den solitären Instinkten der Hummeln widmet Wagner längere Betrachtungen. Ich habe auf diese solitären Instinkte, welche den Hummelstaat zu einem so wichtigen Übergangsgliede von den Solitären zu den Sozialen machen, in aller Ausführlichkeit hingewiesen (3). Diese Arbeit scheint Wagner unbekannt geblieben zu sein.

„Die Ursache der Erscheinung,“ dass die im Herbst befruchteten Weibchen das Nest verlassen und sich gesondert Winterverstecke suchen, anstatt im Mutterneste zu überwintern, erklärt Wagner durch das Überhandnehmen von Parasiten in dem Mutterneste während des Herbstes resp. des Winters. Ich glaube, dass hier Ursache und Wirkung verwechselt werden. Dass die Nestparasiten im Herbste überhandnehmen, ist nur eine Folge des Leererwerdens und schließlich völligen Verlassenseins des Mutternestes. Die Bau- und Futterreste sind den Parasiten ungestört überliefert. Kurz darauf gibt Wagner selbst eine andere Erklärung. Wagner meint, dass das „Aufsuchen der Überwinterungsorte“ zum Teil auf Witterungseinflüssen beruhe, zum Teil aber „durch andere Faktoren angeregt wird, welche wahrscheinlich denjenigen analog sind, welche ich bei einigen Vögeln beobachtet habe.“ Wagner meint den bekannten Wanderinstinkt der Vögel. Dieser Versuch, den sehr komplizierten Instinkt relativ hoch organisierter Wesen, der sich, soweit wir es heute schon zu beurteilen vermögen, auf ganz anderen Grundlagen aufbaut, mit dem Verkriechen der Hummelweibchen in Winterverstecke analog zu setzen, dürfte doch kaum ein glücklicher zu nennen sein und das Prinzip der einfachsten Erklärung schwerlich befolgen. Ebenso unzutreffend würde es sein, z. B. das Schwärmen der *Apis mellifica* mit diesem Wanderinstinkt

zu analogisieren, obgleich überall ein „Absondern von der Geburtsstätte" gemeinsam ist. Viele Vögel kehren überdies stets wieder nach der anderweitigen Überwinterung in ihre alten Nester zurück, was die Hummeln nie tun.

In diesem solitären Überwintern der Hummeln liegt gerade der von mir früher betonte Hinweis (auch Wagner macht ihn jetzt), auf die bei den Hummeln noch vorhandenen solitären Instinkte, d. h. dieser Absonderungstrieb im Herbst, diese völlig einsame Überwinterung ist meiner Ansicht nach einfach ein Anschluss, eine Fortsetzung der bei solitären Bienen zu beobachtenden Gewohnheit, den Winter in irgendeinem geeigneten Unterschlupf zu verbringen und nie mehr nach der Geburtsstätte zurückzukehren. Hier spielen also phylogenetisch alte Instinkte ihre Rolle, die zum Teil wohl durch klimatische Einflüsse direkt oder indirekt ausgelöst werden.

Überwinterung der Arbeiter. Staatenbildung. Wagner behauptet, dass sich die Arbeiterinnen stets in ungenügender Weise im Herbste verkriechen, so dass sie dem Winter ausnahmslos zum Opfer fallen, während die jungen Weibchen den Instinkt haben, sich tiefer und geschützter zu verscharren und so auch strenge Winter zu überstehen vermögen. Wagner knüpft hieran einige anregende Gedanken. Er meint, dass dieser bei den Arbeitshummeln nutzlose „nachgebliebene" Instinkt Zeugnis dafür ablege, dass in früheren Zeiten alle Hummeln überwinterten und dass die Bedingungen des Überwinterns selbst andere waren, „es gab im Winter augenscheinlich keine so strenge Kälte, welche derartige Vorsichtsmaßregeln verlangt hätte, wie sie sich bei den Weibchen mit der Zeit herausgebildet haben. Bei den Arbeiterinnen dagegen hat sich der Instinkt erhalten, welcher seinerzeit für die solitären Hummeln genügte; die „Geselligkeit" trat demnach mit der Kälte als eine Folge des Kampfes ums Dasein auf." Der Inhalt dieser Folgerung scheint mir unrichtig zu sein. Ich versuchte in der schon erwähnten Arbeit den Nachweis zu führen, dass nur unter besonders günstigen Daseinsbedingungen in vielleicht subtropischem Klima der Aufstieg zur Staatenbildung möglich gewesen sei. Das ist freilich auch nur eine Hypothese, aber wir können zu ihrer Stütze doch mancherlei anführen. Wäre es richtig, dass die Kälte die „Geselligkeit" und besonders kräftige winterstarke Hummeln hervorgerufen — was anthropomorphistisch gedacht, so plausibel erscheint —, so würden wir zu einer Zeit, als es noch keine „Kälte" auf Erden gab, keinen sozialen Insekten begegnen dürfen. Wir finden aber schon zur Karbonzeit die sozialen Termiten, in der Jurazeit die sozialen Ameisen, im Oligocän und Miocän während eines offenbar subtropischen Klimas soziale Apiden (Meliponen, Trigonen, *Apis meliponoides*, *Apis adamitica* etc.) (4) und sehen

andererseits, dass gerade Hummeln im arktischen Klima anscheinend wieder zur solitären Lebensweise zurückkehren und keinen Staat mehr bilden (5, 6). Ich nahm hierauf auch in der Arbeit über die Stammesgeschichte bezug. Und schließlich zeigt uns jeder Winter dieselbe Erscheinung. Diese eben besprochene solitäre Überwinterung aller jungen Hummelweibchen heutzutage zeigt doch, so däucht mir, genau das Entgegengesetzte von dem, was Wagner beweisen will; triebe die Kälte die Insekten zur Geselligkeit, so müssten wir besonders in den kalten Monaten ein Zusammenhalten konstatieren können und gerade da lösen sich die Hummelstaaten auf. Andererseits müssten wir in den Tropen vielleicht Anzeichen treffen, welche auf eine Lockerung der Geselligkeit hinweisen könnten und finden gerade dort zahllose Insektenstaaten mit zum Teil höherer resp. komplizierterer Organisation (2) und sehen besonders bei den Hummeln, dass sich dort die Gemeinschaft überhaupt nicht im Laufe des Jahres aufzulösen scheint, sondern ständig zusammenbleibt (R. v. Ihering) (7).

Der nicht klar zutage liegende Gedankengang Wagner's ist offenbar wohl dieser. Nur eine Geselligkeit, eine Gemeinschaft vieler vermochte große und starke, besonders kräftig genährte Weibchen zu erzeugen, die imstande waren, auch kräftigere Winter zu überstehen. Da erscheint allerdings das Produkt der Geselligkeit — die jungen widerstandsfähigen Weibchen — als unmittelbare Folge des gesellschaftlichen Lebens und als eine nur hierdurch erreichte Möglichkeit der Fortexistenz der Art. Aber überwinterungsfähige Hummeln muss es stets gegeben haben, das war nicht eine Folge, sondern eine vorhergehende Notwendigkeit aller Weiterentwickelung. Im Gegenteil sind die schwächeren, kleiner bleibenden aber zahlreich auftretenden, zur Überwinterung nicht taugenden Hummelarbeiterinnen erst eine Folge der Staatenbildung, wie sich auch klar aus der näheren Biologie ergibt.

Offenbar versahen die Vorläufer der staatenbildenden Hummeln, nennen wir sie die solitären Hummeln, jede Zelle mit einem einzigen Ei, wie das wohl allgemein bei den Solitären zu geschehen pflegt. Jedes Ei bekam so seinen vollen Raum und seine volle Nahrung. Erst sekundär entstand der Instinkt, mehrere Eier in eine Zelle zu legen, wie wir das bei den heutigen Hummeln sehen, und zwar wahrscheinlich wohl erst als bereits ein Anlauf zur Staatenbildung gemacht war, wie wir ihn im *Halictus*-Stadium konstatieren, ich muss hier auf meine „Stammesgeschichte“ (3) verweisen, da mich ein näheres Eingehen zu weit führen würde. Nunmehr ergab sich eine größere Menge von Hilfsweibchen, die infolge der geteilten Nahrung schwächer ausfielen, aber biologisch im Verbande wertvoller waren als sehr wenige große. Ich vermag hier nur Andeutungen zu geben. Einer besonderen Veranlagung, der wir auch

bei der Honigbiene begegnen (vgl. 3 u. 8), dürfte alsdann der weitere Aufstieg zuzuschreiben sein. Wenn nämlich ein *Apis mellifica*-Weibchen vor dem Hochzeitsfluge sich der Eiablage widmet, so erlischt die Brunst, das Weibchen bleibt unbegattet und legt nur unbefruchtete Eier, aus denen bekanntlich ausschließlich Drohnen entstehen. Wenn nun die kleinen Hummelweibchen sich ebenfalls häuslichen Pflichten hingaben und nicht untätig auf die später erscheinenden Männchen warteten, so dürfen wir wohl mit einiger Berechtigung schließen, dass auch hier — wohl auch infolge der schwächeren Ausbildung — eine Brunst später nicht mehr auftrat. Der Hummelstaat war damit gegeben: Ein befruchtetes Mutterweibchen und zahlreiche unbegattet bleibende kleinere Hilfsweibchen. Erst später im Sommer bei einem Überfluss an Nahrung entstanden zugleich mit Männchen größere Nachkommen, die sich begatteten und die Art fortsetzten.

Auf der anderen Seite sehen wir, dass das Hummelweibchen es fertig bringt, trotz des schwersten Kampfes ums Dasein, z. B. auf Nowaja Semlja zwischen dem 70. und 80.° n. Br., wieder starke, die furchtbaren Winter überstehende Nachkommen zu erzeugen und zwar ohne Geselligkeit ohne kleinere Hilfsweibchen; wenigstens hat man bis jetzt von *Bombus hyperboreus* Schönh. noch keine Arbeiterinnen gefunden. Die „Geselligkeit" ist daher offenbar nicht das Mittel zur Erzeugung winterharter besonders kräftiger Nachkommen oder eine Folge des Auftretens kälterer Jahreszeiten.

Dass sich auch bei den Arbeitshummeln der Trieb zeigt, sich im Herbst vom Neste abzusondern und zu verkriechen, kann nicht wundernehmen, sind es doch vollkommene, anatomisch mit allem Erforderlichen versehene Weibchen, nur schwächer genährt und daher kleiner geblieben, die der Begattung entbehrten. Es besteht hier der große Unterschied mit den Arbeiterinnen bei der Honigbiene, die sich spezifisch organisiert zeigen (3). Das Zugrundegehen der Arbeitshummeln im Winter beruht zu einem wesentlichen Teile wohl auch darauf, dass wir es mit abgearbeiteten, weniger kräftigen Individuen zu tun haben, die infolgedessen weniger widerstandsfähig sind und deren Lebensdauer überhaupt eine beschränktere sein dürfte. Fallen doch auch nicht selten die starken befruchteten Weibchen dem Winter zum Opfer. Es wird mit den schwächeren Arbeiterinnen beim Winterbau genau so gehen, wie den starken Weibchen beim Nestbau, bei denen diese, wie Wagner wohl sehr richtig bemerkt: „nur ein bestimmtes Quantum von Kraft und Material verwenden; sobald dieses Quantum verausgabt ist, beendigen die Weibchen ihr Werk." Die für den Winterversteck aufzuwendende Quantität Kraft ist bei den Arbeitern eben zu gering, der Schutz daher auch, und so würden sie schon hierdurch zugrunde gehen müssen.

Wagner gibt an, dass die Hummelweibchen sowohl wie die Männchen im Sommer und Herbst ziemlich häufig außerhalb des Nestes und zwar in oder auf einer Blüte nächtigen, während im Frühjahre die Weibchen auf der Suche nach einem Nistplatze irgendwo in der Erde (Mauseloch) die Nacht verbringen. Diese Angabe ist geeignet, Irrtümer hervorzurufen, da es sich in dem letzteren Falle um die überwintert habenden Weibchen handelt, während das Blütennächtigen im Sommer nach meinen Erfahrungen nur von den jungen noch nicht (?) befruchteten oder eben erst begatteten (?) Weibchen ausgeübt wird. Es ist m. E. überhaupt noch nicht genügend geklärt, ob die jungen Sommerweibchen zum Teil oder alle nach der Befruchtung wieder in das Nest zurückkehren und dort mehr oder minder an den Arbeiten teilnehmen oder gar nicht arbeiten oder nach der Begattung noch ein Bummelleben auf den Blüten führen und auch dort nächtigen, um dann nach den ersten kühleren Nächten sich nach einem Winterquartier umzusehen oder ob schließlich die soeben befruchteten nicht alsbald zur Winterruhe gehen. Auch Wagner macht hierüber keine näheren Angaben. Leider sind meine eigenen Beobachtungen außerordentlich erschwert, da ich jetzt in einer Gegend lebe, die außergewöhnlich arm an Hummeln ist.

Nestbau. Die Angaben über den Nestbau sind sehr interessant und mannigfaltig, sie gipfeln in dem Nachweise, dass die Anlage eine überaus wechselnde ist. Die Beobachtungen beschränken sich im allgemeinen auf *Bombus terrestris*, *B. lapidarius*, *B. muscorum* und *B. sylvarum*. Sie bringen mancherlei erwünschte Bestätigungen. Hiernach baut *B. terrestris* stets unter der Erde, aber auch unter Strohschobern; *B. lapidarius* unter der Erde, ferner auf der Erde: im Walde aus Moos, im Felde aus trockenen Grashalmen. unter dem Boden von Speichern u. s. w., *B. muscorum* nie unter der Erde, über der Erde aber sehr verschieden, einmal in einem auf der Erde stehenden Staarenhäuschen, dann im Strohdach einer Scheune oder wie die oberirdischen Nester von *Lapidarius*. *Lapidarius* hat wenig Scheu vor Menschen, die anderen vermeiden den Nestbau dort, wo Verkehr ist. *B. sylvarum* nistet nur im Walde in der Erde. Besonders interessant ist die Beobachtung Wagner's, dass oberirdische Nester nicht selten über verlassenen Mauselöchern oder dicht daneben angelegt werden. Der Gang dient den Hummeln als Zufluchtsort. Dass Mäuse bewohnte Hummelnester zerstören, erklärt Wagner als einen Irrtum Darwin's. Bekannt ist ja die von Darwin hieran geknüpfte Folgerungskette.

Wagner dürfte mit seiner Anschauung im Rechte sein, soweit der Sommer in Betracht kommt, ob aber nicht im Frühjahr, wo das Weibchen wochenlang allein im Neste, resp. oft gar nicht im Neste ist, da sie alles allein einzusammeln hat, nicht doch manche

Nestanlage zerstört oder von den Mäusen in Besitz genommen wird, bedürfte doch noch der Widerlegung. Es scheint ja dagegen zu sprechen, dass man vielfach Hummelnester „in Tennen und Strohhaufen in der allernächsten Nähe einer Menge von Mäusen und Mäusenestern“ gefunden hat, ohne jemals zerstörte Hummelnester gesehen zu haben, doch mag hier ja die Fülle der gewohnten Nahrung die Mäuse von solchen Invasionen abhalten. Bekannt ist aber, dass die Mäuse bei knapper Nahrung (im Winter) gerne z. B. in besetzte Bienenwohnungen eindringen und dort oft arge Zerstörungen anrichten. Sicher ist aber wohl, dass die Mäuse nicht als wesentliche Feinde in Betracht kommen, im Gegenteil, die Hummeln ziehen oft großen Nutzen aus der Inanspruchnahme der verlassenen Mäuse-Erdgänge und -Nester. Es ist da von Interesse, die m. W. ganz neue Beobachtung Wagner's, dass die unterirdisch bauenden Hummeln stets nur so weit in den Gang eindringen, „dass ihr Nest genau in der Mitte des Hümpels (die Hummeln bevorzugen nach Wagner solche Gänge, die unter Hümpeln verlaufen) zu liegen kommt; dabei sind von der Eingangsöffnung an bisweilen nur 14—18 cm, ein anderesmal dagegen bis zu 45—55 cm und mehr zurückzulegen.“ Wagner meint, und wohl mit Recht, dass unter den Haufen ein leichteres Graben sei wegen der weniger zahlreichen Pflanzenwurzeln. Meiner Ansicht nach spielen hier wahrscheinlich aber auch Feuchtigkeitsverhältnisse, vielleicht auch Temperaturverhältnisse eine Rolle. Namentlich da man auf Wiesen, die in den hiesigen Marschen meistens sehr tief liegen, die unterirdischen Hummelnester fast stets unter „Hümpeln“ findet, war ich bislang der Ansicht, dass hier die große Bodenfeuchtigkeit eine Rolle spiele, da die unter Anhäufungen angelegten Nester höher liegen können und somit dem Grundwasser mehr entzogen sind. Im Frühjahr dürfte auch oft nur dort ein genügend trockener und wärmerer Platz zu finden sein. Es kommen hierbei daher oft auch wohl noch andere Faktoren in Frage. Die Nester werden nach Wagner dort angelegt, wo das zum Nestbau nötige Material in der Nähe zu haben ist, so finden sich die Nester von *B. muscorum* niemals auf offenen Wiesen, sondern auf Waldwiesen, am Waldrande etc.

Dass es sich, wie Wagner sehr richtig ausführt, bei den Nestanlagen nicht um ein bewusstes Auswählen des Passendsten handelt, sondern um einfache Instinkte, bedarf nach dem Stande der heutigen Tierpsychologie wohl keiner weiteren Ausführung, dasselbe gilt von den Baustoffen. Wagner ist, wie schon früher angeführt, der sehr richtigen Meinung, dass für den Nestbau und natürlich auch für alle anderen Arbeiten instinktmäßig nur eine bestimmte Quantität von Kraft und je nachdem auch für Material seitens der Weibchen aufgewendet würde. „Es ist ebenso schwierig zu sagen, wodurch sich der Baumeister bei der Bestimmung des Momentes

für die Beendigung der Arbeit leiten lässt, wie es schwierig ist, zu sagen, wodurch sich eine Wespe leiten lässt, welche Honig in eine von dem Beobachter unten angebohrte Zelle einträgt, so dass der Honig herausfließt, und dennoch nach einer bestimmten Anzahl von Ausflügen nach Nahrung ein Ei in die leere Zelle ablegt und die letztere verschließt, als hätte sie ihr Werk in richtiger Weise ausgeführt." Der Vergleich erscheint durchaus passend. Nebensächlich sei bemerkt, dass es sich wohl zweifellos um jenen bekannten Fabre'schen — in den „Souvenirs Entomologiques" beschriebenen Versuch an der Zelle der *Chalicodoma* (Mauerbiene) handelt, die einen sehr dünnflüssigen Honig einträgt.

Über die Rolle der Seh- und Geruchsorgane bei dem Besuch von Blüten äußert Wagner sich resumierend dahin, dass die Hummeln „bei dem Besuche von Blüten sich nicht von einem, sondern von zwei Sinnesorganen leiten lassen und zwar 1. von dem Sehvermögen, welches ihnen ermöglicht, die Farbe der Blüten zu unterscheiden und infolgedessen ihren Flug in diejenige Richtung lenkt, wo sich die im gegebenen Momente erwünschten Blüten befinden und 2. durch ein sehr feines und spezifisches Geruchsvermögen, welches ihnen die Möglichkeit bietet, in Erfahrung zu bringen, ob eine gegebene Blüte Honig enthält oder nicht."

Hier ist aber wohl zu beachten: bei dem eigentlichen Fliegen, bei dem Suchen der Blumen lässt sie sich nach Wagner nur von einem Sinne leiten und zwar nur durch das Sehvermögen. Das Geruchsvermögen tritt nach Wagner erst in unmittelbarster Nähe der Blüte in Aktion. Wagner hat beobachtet, dass, wenn eine Hummel oder Biene eine Blüte besucht hatte, eine unmittelbar darauf anfliegende Hummel die Blüte nicht weiter untersuchte, sondern sofort weiterflog, da ihr Geruchsvermögen sofort das Nutzlose ergab.

Ich stehe dieser Ansicht resp. Beobachtung skeptisch gegenüber und zwar aus folgenden Gründen: Dass sich die Hummeln auf ihren Ausflügen oft nur durch die Augen leiten lässt, ist zweifellos und wird auch durch die Forel'schen Experimente bestätigt (9). Ob aber der starke Honig- resp. Nektargeruch z. B. eines blühenden Kleefeldes den Flug einer furagierenden Hummel nicht doch schon in beträchtlicher Entfernung beeinflusst? Es wäre sehr seltsam, wenn dem nicht so wäre, sehen wir doch auch Wespen und Bienen auf Nektar-, Honig- oder Wachsgerüche schon aus weiter Ferne reagieren. Es könnte ja freilich bei den Hummeln anders liegen, aber wir haben einen Beweis für eine wohl ganz ähnliche oder gleichartige Reaktionsfähigkeit in folgendem Vorkommnis. Nicht so sehr selten sieht man Hummeln auf den kräftigen Honiggeruch reagieren, der dem Flugloch von Bienenvölkern entströmt. Sehr häufig werden die Hummeln bei dem Eindringen in die Stöcke ab-

gestochen und insofern böse hergerichtet, als ihnen sämtliche Haare abgebissen werden, so dass sie vollkommen schwarz und glänzend erscheinen. Ich habe solche Exemplare in meiner Sammlung. Hier wirkt offenbar das Geruchsvermögen allein als Leitreiz.

Dass Hummeln auch bei Futtermangel, wie Wagner berichtet, nicht von einer Honigwabe angelockt werden, die man in ihren Kasten, in dem sich das zu beobachtende Nest befindet, stellt, kann wohl kaum als Gegenbeweis angesehen werden. Die Instinkte laufen nicht mit menschlichen Vernunftschlüssen parallel. Ist es doch für uns sehr verwunderlich, dass Honig unter ein Bienenvolk gestellt, ganz unbeachtet bleibt, wenn die Bienen durch reiche Tracht abgelenkt sind. Man sollte meinen, dass zum mindesten in der Nacht ein Auftragen stattfände, aber es kann passieren, dass mehrere Tage und Nächte hingehen, ehe die Bienen Notiz von der reichen Honigquelle nehmen.

Aber auch bei Futtermangel wird der Honig nicht beachtet, wenn das Volk durch starke Abnahme der Arbeiterinnen „entmutigt“ ist, sich also in einem besonderen Zustande befindet, der von der Norm abweicht. (Vgl. 10.) Auch das Wagner'sche Hummelvolk mag irgendwie in einem besonderen Zustand gewesen sein, da nähere Angaben über Volksstärke, Eingewöhnung u. s. w. fehlen.

Weiterhin beobachtete ich ein *B. terrestris*-Weibchen auf einem *Scorzonera*-Busch, wie sie eine Blüte durch Hineinstecken des Rüssels in den seitlichen, schon von Vorgängerinnen gebissenen künstlichen Schlitz revidierte, dann weiter flog, den ganzen Busch, den ich zu besonderen Beobachtungszwecken, auf einem feuchten Beete meines Gartens stets vor dem Austilgen verschone, absuchte und schließlich zu der zuerst angeflogenen Blüte zurückkehrte, diese nochmals durch Hineinstecken des Rüssels! kontrollierte und dann fortflog. Hier wurde also dieselbe Blüte von derselben Hummel innerhalb kürzester Frist zweimal näher untersucht. Diese Beobachtung zeigt mir, dass es hierin — meiner Meinung nach — bei den Hummeln ebenso bestellt ist wie bei der *Mellifica*.

(Schluss folgt.)

Das Plankton des Aralsees und der einmündenden Flüsse und seine vergleichende Charakteristik.

Von **Walerian Meissner**,

Assistent am Zoologischen Kabinett der Universität Kasan.

(Mit einer Karte.)

Das Material für die vorliegende Arbeit wurde von L. Berg während der Sommermonate 1901 und 1902 im Aralsee und an den Mündungen der Syr- und Amu-darja gesammelt. Auf seinen Vorschlag übernahm ich die Bearbeitung der Planktonproben, 94

an der Zahl, und das Ergebnis dieser Bearbeitung wurde im vergangenen Jahre in einer russischen Arbeit von mir veröffentlicht. Der vorliegende Artikel stellt eine Übersetzung des allgemeinen Teils dieser Arbeit vor.

1. Horizontale Verbreitung der Planktonorganismen.

Betrachten wir vor allen Dingen das Verhältnis der konstatierten Organismen zum Salzgehalt. Die meisten Rotatorien und Cladoceren fehlten gänzlich in den Proben sogar vom geringsten Salzgehalt und müssen unbedingt zu den echten Süßwasserformen gerechnet werden: man ist den letzteren nur in den Flussproben begegnet und ihre Liste ergibt beinahe 70% der ganzen Zahl der konstatierten Formen. Das sind folgende:

Difflugia acuminata
„ lobostoma
Centropyxis aculeata
Arcella dentata
Gyrator hermaphroditus
Conochilus unicornis
Rotifer neptunius
Asplanchna herricki
„ priodonta
Synchaeta pectinata (?)
Polyarthra platyptera
Triarthra longiseta
Furcularia longiseta
Rattulus longisetus
Dinocharis pocillum
Polychaetus subquadratus
Dyplax trigona
Salpina brevispina
„ macracantha
Diplois propatula
Euchlanis dilatata
„ deflexa
„ pyriformis
„ triquetra
„ oropha
Cathypna sp.
„ ungulata
Monostyla quadridentata
„ lunaris
„ bulla
„ stenroosi nov. nomen
Pterodina patina
Brachionus angularis
Noteus quadricornis
Noteus polyacanthus
„ militaris
Anuraea cochlearis
Notholca longispina
Gastropus stylifer
Chaetonotus macrochaetus
Stylaria lacustris
Cyclops strenuus
„ fuscus
„ serrulatus
„ macrurus
Ceriodaphnia quadrangula
Scapholeberis mucronata
Bosmina cornuta
Macrothrix laticornis
„ hirsuticornis
Eurycercus lamellatus
Acroperus harpae
„ angustatus
Alonopsis latissima
Alona affinis
„ quadrangularis
„ guttata
„ intermedia
„ rectangula
„ elegans
Graptoleberis testudinaria
Alonella excisa
„ nana
Pleuroxus laevis
„ aduncus
Chydorus sphaericus
Dunghevedia setigera
Polyphemus pediculus.

Zu der zweiten Kategorie rechnen wir jene Formen, welche sowohl im Süßwasser, als auch im Salzwasser vorkommen. Hierher gehören:

Accella vulgaris
Cathypna luna
Brachionus backeri
„ urceolaris
Anuraea aculeata
„ valga
Cyclops vicinus
„ leuckarti

Cyclops oithonoides
Diaptomus blanci
Wolterstorffia blanchardi
Iliophilus flexibilis
Moraria mrazeki
Ectinosoma edwardsi
Laophonte mohammed
Diaphanosoma leuchtenbergianum
Daphnia longispina
Ceriodaphnia reticulata
Alona costata
Chironomus-Larven.

In die dritte Kategorie endlich kommen die übrigen Formen, die nur im Salzwasser vorkamen — Salzwasserformen. Das ist die kleinste Gruppe, die im ganzen folgende 13 Formen enthält:

Codonella relicta
Synchaeta sp.
Monura colurus
Brachionus mülleri
Notholca acuminata
Pedalion oxyure
Halicyclops aequoreus
Diaptomus salinus
Moina microphthalma
Cercopagis pengoi
Evadne anonyx
„ camptonyx
Dreissena-Larven.

Die Tiere der beiden letzten Kategorien können wir je nach ihrem Vorkommen in Wasser von größerem oder geringerem Salzgehalt noch weiter unterteilen und zwar lassen sich die Formen der ersteren Kategorie bequem in zwei Untergruppen scheiden je nach ihrem Vorkommen in Wasser mit einem maximalen spezifischen Gewicht von nicht mehr als 1,0060 $\left(S\frac{17,5}{17,5}\right)$ bezw. nicht weniger als 1,0072; diese Einteilung kann man am besten aus der folgenden Tabelle ersehen:

	Maximum nicht mehr			
	1,0024	1,0060	1,0086[1])	1,0148[2])
Arcella vulgaris	—	—	—	1,0087
Cathypna luna	—	—	1,0072	—
Brachionus backeri	—	—	—	1,0110
Brachionus urceolaris	—	1,0059	—	—
Anuraea aculeata	—	—	—	1,0087
„ valga	—	—	1,0072	—
Cyclops vicinus	1,0024	—	—	—
„ leuckarti	—	—	—	1,0148
„ *oithonoides*	—	1,0055	—	—
Diaptomus blanci	1,0024	—	—	—
Wolterstorffia blanchardi	—	—	—	1,0090
Iliophilus flexibilis	1,0024	—	—	—
Moraria mrazeki	1,0024	—	—	—
Ectinosoma edwardsi	—	—	—	1,0110
Laophonte mohammed	—	—	—	1,0125
Diaphanosoma leuchtenbergianum	—	—	1,0072	—
Daphnia longispina	—	1,0055	—	—
Ceriodaphnia reticulata	—	—	—	1,0094
Alona costata	—	—	1,0075	—

1) Mittlerer Salzgehalt des Aralsees.
2) Maximaler Salzgehalt des Aralsees.

Wenn man diese Tabelle näher betrachtet, kann man deutlich sehen, dass die Formen der ersten Untergruppe (mit Kursivschrift gedruckt) als typische Süßwasserformen erscheinen und im Aralsee augenscheinlich nur zufällig gefunden sind; es sind dies im ganzen 6 Formen, *Iliophilus* ausgenommen, für den wir die Zufälligkeit des Fehlens in den Proben von höherem Salzgehalt zulassen müssen. Zu der zweiten Untergruppe gehören schon die beständigen Bewohner des Aralsees, welche sich zum Salz- und Süßwasser in der Tat gleich verhalten und in vielen Salzseen, einige auch im Meere gefunden werden (*Anuraea aculeata*, *Ectinosoma*).

Indem wir uns zu der letzten Kategorie (Salzwasserformen) wenden, können wir auch hier zwei Untergruppen — stenohaline und euryhaline Formen — feststellen. Der größeren Deutlichkeit wegen wollen wir die hierher gehörenden Formen in einer Tabelle zusammenstellen und für jede Form zwei Zahlen — Minimum und Maximum des Salzgehalts (spez. Gew.) — geben:

spezifisches Gewicht bis	1,0030	1,0060	1,0075	1,0087	1,0100	1,0148
Codonella relicta	—	1,0055	—	1,0087	—	—
Synchaeta sp.	—	—	1,0070	—	1,0090	—
Monura colurus	—	—	?	1,0087	—	—
Brachionus mülleri	1,0024	—	—	—	—	1,0110
Notholca acuminata	—	—	—	1,0087—1,0087	—	—
Pedalion oxyure	—	1,0059	—	—	—	1,0111
Halicyclops aequoreus	—	—	1,0067	—	—	—
Diaptomus salinus	—	1,0055	—	—	—	1,0148
Moina microphthalma	—	1,0055	—	—	—	1,0148
Cercopagis pengoi	—	—	1,0073	—	—	1,0125
Evadne anonyx	—	—	—	1,0085	—	1,0138
„ camptonyx	—	1,0059	—	—	—	1,0125

Auf diese Weise müssen wir zu den stenohalinen *Codonella relicta*, *Synchaeta sp.*, *Monura colurus (?)*, *Notholca acuminata*, *Halicyclops aequoreus* und *Evadne anonyx* rechnen, alle übrigen aber gehören zu den euryhalinen, wobei diese Eigentümlichkeit am schärfsten bei *Brachionus mülleri* zum Ausdruck kommt.

Nachdem wir also das Verhältnis der Tierformen des Aralsees zum Salzgehalt untersucht haben, wenden wir uns zum Studium ihrer horizontalen Verbreitung im Aral, in der sie von dem letztgenannten Faktor wesentlich beeinflusst werden (die Formen der ersten Kategorie — Süßwasserformen — lassen wir unterdessen beiseite).

Aus den hydrologischen Berichten von L. Berg (1902, 1903 und 1905) wissen wir, dass der Salzgehalt des Aralsees in seinen einzelnen Teilen sehr verschieden ist: der zentrale Teil zwischen der Insel Kug-Aral und dem 44.⁰ n. Br. in einer Richtung und

zwischen dem westlichen Archipel (die Inseln Zarski, Bellingshausen und Lasarew) und dem 61.° östl. L. von Greenwich in der andern besitzt einen gleichmäßigen Salzgehalt und zwar ist das spezifische Gewicht hier 1,0085—1,0089 (im Durchschnitt 1,0086). Der Teil des Sees, welcher nach Nordosten von der Insel Kug-Aral gelegen ist, hat einen etwas geringeren Salzgehalt — spezifisches Gewicht 1,0060—1,0078. In der Bucht von Perowsky wurde das spezifische Gewicht 1,0085—1,0087 beobachtet. Das Wasser des schmalen Uferstriches neben der Mündung der Syr-Darja ist stark ausgesüßt, und diese Aussüßung macht sich in südlicher Richtung ziemlich weit, ungefähr bis zu 45° n. Br. bemerkbar. Am originellsten ist die Verteilung des spezifischen Gewichts vor der Mündung der Amu-Darja: hier nimmt das Wasser von geringem spezifischen Gewicht nur eine schmale Zone längs des südlichen Ufers ein, die sich längs des westlichen Ufers nach Norden wendet; dieser Teil des Sees (zwischen dem westlichen Ufer und der Reihe der obengenannten Inseln) mit seinen dort gelegenen Maximaltiefen hat noch Wasser mit recht geringem spezifischen Gewicht, das nun weiter nordwärts von 1,0067 regelmäßig zunimmt und in den Buchten Kum-Suat und Tschernischoff (nordwestl. Winkel des Sees) bis auf 1,0085—1,0086 steigt. Am salzigsten erscheint der flache östliche Uferstrich, welcher von dem See selbst durch einen ganzen Archipel kleiner Inseln getrennt ist; hier wird ein spezifisches Gewicht von 1,0090—1,0149 beobachtet.

Wir fanden nun, dass der zentrale Teil, der offene See, nach unseren Planktonproben folgende Formen beherbergt:

Codonella relicta	Copepoden-Larvae
Brachionus mülleri	Cyclops leuckarti
Moina microphthalma (selten)	Diaptomus salinus
Evadne anonyx	Wolterstorffia blanchardi
„ camptonyx	Ectinosoma edwardsi
Cercopagis pengoi	Dreissena-Larven,

d. h. Formen, die größtenteils zu der dritten Kategorie gehören; nur 3 davon gehören der zweiten Untergruppe der zweiten Kategorie an (*Cyclops leuckarti*, *Wolterstorffia blanchardi*, *Ectinosoma edwardsi*); von den Formen der dritten Kategorie gehört der größte Teil zu der Untergruppe der Euryhalinen und nur zwei gehören zu den Stenohalinen (*Codonella relicta* und *Evadne anonyx*) mit einem Optimum des Salzgehalts, dem mittleren spezifischen Gewicht 1,0086 gleich. Diese zwei letzten Formen werden also für diesen Bezirk charakteristisch sein.

Der zweite oben bezeichnete Teil des Aralsees — der nordöstliche Winkel mit seinen großen Buchten — hat folgende Formen gegeben:

*Codonella relicta (nur in Buchten, selten)	Brachionus mülleri
Synchaeta sp.	Anuraea aculeata

Notholca acuminata
Copepoden-Larvae
Cyclops leuckarti
Diaptomus salinus
Wolterstorffia blanchardi
Canthocamptus sp.
*Moina microphthalma (nur in Buchten)
Evadne camptonyx
*Cercopagis pengoi (nur in Buchten)
Dreissena-Larven.

Die angeführte Liste zeichnet sich im Vergleich zur vorhergehenden — besonders wenn man die Formen, welche mit einem Sternchen bezeichnet und nur in den Buchten gefunden sind, unberücksichtigt lässt — durch einen größeren Prozentsatz der Formen der zweiten Kategorie („indifferenten") aus; als charakteristische Formen dienen für diesen Bezirk *Synchaeta sp.* und *Notholca acuminata*, und gleichfalls charakteristisch ist das Fehlen der *Evadne anonyx.*

In dem salzigsten Teile des Sees — den Buchten des östlichen Ufers — finden wir folgende Formen:

Brachionus backeri
„ mülleri (sehr zahlreich)
Pedalion oxyure
Copepoden Larven
Cyclops leuckarti
Diaptomus salinus (sehr zahlreich)
Laophonte mohammed
Wolterstorffia blanchardi
Ectinosoma edwardsi
Canthocamptus sp.
Moina microphthalma (dominiert)
Evadne anonyx
„ camptonyx
Cercopagis pengoi (einzelne Ex.)
Dreissena-Larven.

Von allen angeführten Formen fühlte sich hier *Moina microphthalma* unbedingt am wohlsten, ebenso *Brachionus mülleri*, die nur in diesem Teile des Sees in ungeheurer Zahl gefunden wurden. Bemerkenswert erscheint hier das Auftreten von *Pedalion oxyure*, den man sonst nur in den salzigen Uferpfützen der Insel Nicolai findet. Charakteristisch für diesen Teil des Sees ist das Fehlen der Stenohalinformen mit kleinem Maximum wie: *Codonella relicta*, *Synchaeta* und *Notholca acuminata*.

Der Teil des Sees vor der Mündung der Syr-Darja in den oben angeführten Grenzen hat folgende Formen gegeben:

Codonella relicta
Synchaeta sp.
*Polyarthra platyptera
*Rattulus longiseta
*Brachionus amphiceros (nach Sernow)
* „ urceolaris
„ mülleri
Copepoden-Larven
Cyclops leuckarti
Diaptomus salinus
*Iliophilus flexibilis
*Moraria mrazeki
*Diaphanosoma leuchtenbergianum
*Ceriodaphnia reticulata
*Ceriodaphnia sp.
Moina microphthalma
Evadne camptonyx
Cercopagis pengoi
*Anagrus hydrophylus Ashm.
Dreissena-Larven.

(Schluss folgt.)

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der kgl. bayer. Hof- u. Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig
Professor der Botanik Professor der Zoologie
in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal
Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark. Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

XXVII. Bd. 15. September 1907. № 19.

Das Plankton des Aralsees und der einmündenden Flüsse und seine vergleichende Charakteristik.

Von **Walerian Meissner**,
Assistent am Zoologischen Kabinett der Universität Kasan.

(Mit einer Karte.)

(Schluss.)

Die letzte Liste zeichnet sich schon auf den ersten Blick durch ihre Größe allein scharf von den vorhergehenden aus. In der Tat kamen 10 Formen, die mit einem Sternchen bezeichnet sind und 50 % der ganzen Liste bilden, in den vorhergehenden Teilen des Sees nicht vor; sie gehören alle zur zweiten und ersten Kategorie und für alle ist es augenscheinlich, dass sie in den See durch die Strömung der Syr-Darja hergebracht sind. Sehr interessant erscheint ihre Verbreitung ausschließlich längs der schmalen, sich besonders weit nach Süden hinziehenden Uferstriches. Es erweist sich, dass das unmittelbar von der Strömung abhängt, was man aus folgenden Worten von L. Berg deutlich sieht: „es gibt noch einen Distrikt mit geringerem Salzgehalt, nämlich längs des östlichen Ufers des Sees von den Mündungen der Syr-Darja nach Süden, ungefähr bis zum 45.° n. Br. Es ist augenscheinlich, dass von den Mündungen der Syr-Darja eine Uferströmung nach Süden geht." Ich erlaube mir meinerseits, hinzuzusetzen, dass diese Strömung wahrscheinlich bis dicht zum südöstlichen Winkel des Sees geht (die

Bucht Tuschtsche-bas, in die sich der Jany-Su, einer der Arme des Amu, ergießt), und gründe diese Vermutung auf das Vorkommen des *Brachionus urceolaris* in dieser Bucht, einer Rotatorie der Syr-Darja, die im Amu nicht gefunden wurde.

Auf diese Weise wird für den untersuchten Bezirk die Gegenwart der Süßwasserformen der Syr-Darja charakteristisch sein.

Eine gleiche Erscheinung, nur in noch viel schärferem Grade, beobachten wir auch an der Mündung der Amu-Darja; hier fand man:

*Cathypna luna
*Anuraea aculeata
* „ valga
Brachionus mülleri
Copepoden-Larvae
*Cyclops vicinus
„ leuckarti
*Diaptomus blanci

Diaptomus salinus
Wolterstorffia blanchardi
*Diaphanosoma leuchtenbergianum
*Daphnia longispina
*Ceriodaphnia quadrangula
Moina microphthalma
Evadne camptonyx
Dreissena-Larvae.

Diese Liste ist dadurch besonders interessant, dass darin sehr wenig Salzwasserformen sind, um so mehr aber euryhaline, eine sehr begreifliche Erscheinung, wenn man die ungeheure Masse Süßwassers, die von der Amu-Darja, dem sie zugeführt wird, in Betracht zieht.

Es erübrigt noch einen Teil des Aralsees — die westliche Uferzone — zu untersuchen. L. Berg hat hier auch eine Strömung gefunden, welche längs des westlichen Ufers von Süden nach Norden läuft, indem sie sich im Süden von den durch die Nachbarschaft der Amu-Darja-Mündung süß gewordenen Gewässern nährt, trägt sie weit nach Norden einen Wasserstrom von geringerem Salzgehalt. In den Planktonproben, die auf der ganzen Strecke dieser Strömung genommen wurden, sind folgende Formen konstatiert:

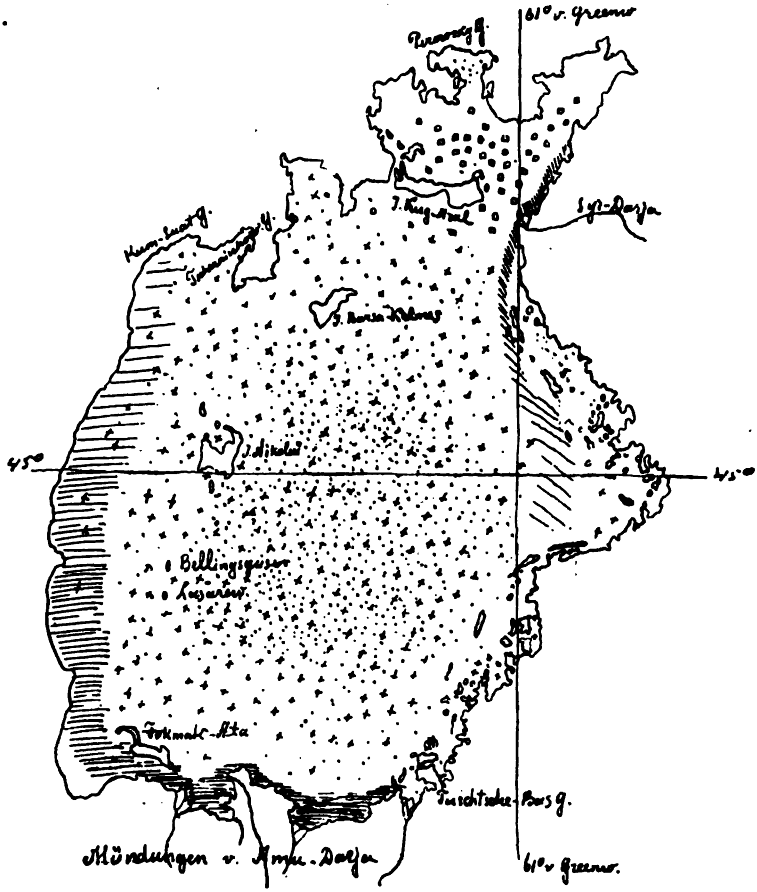
*Rotifer sp.
*Brachionus backeri
„ mülleri
*Anuraea valga
Copepoden-Larvae
Cyclops leuckarti

Diaptomus salinus
Evadne anonyx (in Tiefen)
„ camptonyx
Cercopagis pengoi
Dreissena Larvae.

Man findet also auch in diesen Proben Formen, welche von der Amu-Darja (mit einem Sternchen bezeichnet) gebracht sind, wobei es interessant ist, zu notieren, dass je höher nach Norden, je weiter vom Amu, desto kleiner die Zahl dieser fremden Formen wird. In den Buchten Tschernyschoff und Kum-Suat mit Wasser von normalem spezifischen Gewicht endlich begegnet man ihnen gar nicht mehr und nur ein einziges hier gefundenes Exemplar der *Polynema bergi* Ashm. kann von dem fortdauernden Einflusse des Amu zeugen.

Um alles oben Erklärte anschaulicher darzustellen, füge ich eine Karte des Aralsees bei, auf der die wesentlichsten Züge der horizontalen Verteilung der Tiere im Aral bezeichnet sind.

Durch horizontale Striche ist das Gebiet bezeichnet, das unter dem Einfluss der Amu-Darja steht, wobei ihre Dichtigkeit dem Grade dieses Einflusses entspricht. Schräg gestellte Striche bezeichnen dasselbe für die Syr-Darja. Durch Punkte ist die Verbreitung von



Codonella relicta, durch Vierecke — die von *Notholca acuminata* und durch Kreuze — die von *Evadne anonyx* bezeichnet.

Die Karte ist sowohl auf Grund des von mir bearbeiteten Materiales als auch nach den von S. Sernow gegebenen Anhaltspunkten angefertigt.

2. Die mikroskopische Tierwelt der Syr- und Amu-Darja.

Die Fauna dieser beiden Flüsse ist in unserem Material ungleichmäßig vertreten: auf die Syr-Darja entfallen mehr Proben und es sind dies solche, die in einer bedeutenden Entfernung von der Mündung genommen wurden, in der Amu-Darja dagegen sind die Proben nicht zahlreich und alle eigentlich in den Süßwasser-

buchten, in die sich die Arme dieses Flusses ergießen, gesammelt worden. Es kann möglich sein, dass bei reicherem Materiale der beobachtete Unterschied zwischen diesen beiden Flüssen sich etwas ebnen wird, von unserem Material aber können zur Charakteristik diejenigen Formen des Amu dienen, die in der Syr-Darja nicht gefunden worden sind.

Zur Bequemlichkeit der weiteren Auslegung und auch zur leichteren Orientierung des Lesers führe ich zunächst parallele Listen der Fauna dieser beiden Flüsse an:

Syr-Darja.		Amu-Darja.
Difflugia acuminata		—
	Difflugia lobostoma	
	Centropyxis aculeata	
	Arcella vulgaris	
Arcella dentata		—
Gyrator hermaphroditus		—
Conochilus unicornis		—
Rotifer neptunius		—
Asplanchna herrickii		—
„ priodonta		—
Synchaeta pectinata		—
	Polyarthra platyptera.	
—		Triarthra longiseta
Furcularia longiseta		—
Rattulus longiseta		—
Dinocharis pocillum + var. bergi mihi		—
Polychaetus subquadratus		—
Diplax trygona		—
Salpina brevispina		—
„ macracantha		—
—		Diplois propatula
Euchlanis dilatata		—
„ deflexa		—
	Euchlanis pyriformis	
„ triquetra		—
„ oropha		—
—		Cathypna luna
Cathypna sp.		—
	Cathypna ungulata	
Distyla ludwigii		—
Monostyla quadridentata		—
„ lunaris		—
	Monostyla bulla	
—		Monostyla stenroosi
Pterodina patina		—
—		Brachionus angularis
	Brachionus backeri	
Brachionus urceolaris		—
Noteus quadricornis		—
„ polyacanthus		—
	Noteus militaris	
Anuraea aculeata		—
—		Anuraea valga
	Anuraea cochlearis	
	Notholca longispina	

Syr-Darja.		Amu-Darja.
Gastropus stylifer		—
Chaetonotus macrochaetus		—
	Stylaria lacustris	
	Cyclops vicinus	
Cyclops strenuus		—
	Cyclops oithonoides	
„ fuscus		—
„ serrulatus		—
„ macrurus		—
	Diaptomus blanci	
—		Wolterstorffia blanchardi
	Iliophilus flexibilis	
—		Moraria mrazeki
Canthocamptus staphylinus		—
—		Ectinosoma edwardsi.
	Laophonte mohammed	
	Diaphanosoma leuchtenbergianum	
—		Daphnia longispina
	Ceriodaphnia reticulata	
	Ceriodaphnia pulchella	
Ceriodaphnia quadrangula		—
	Simocephalus sima	
Scapholeberis mucronata		—
	Bosmina cornuta	
—		Macrothrix laticornis
	Macrothrix hirsuticornis	
Eurycercus lamellatus		—
	Acroperus harpae	
Acroperus angustatus		—
Alonopsis latissima		—
Alona quadrangularis		—
„ affinis		—
„ costata		—
	Alona guttata	
„ intermedia		—
—		Alona rectangula
„ elegans		—
Alonella excisa		—
„ nana		—
Pleuroxus laevis		—
	Pleuroxus aduncus	
Chydorus sphaericus		—
—		Dunghevedia setigera
—		Polyphemus pediculus.

Aus der Liste von 91 Formen sind also im ganzen 25, d. h. etwas mehr als ein Viertel, beiden Flüssen gemeinsam, ein Faktum, das ungeachtet der oben gemachten Bemerkung scharf in die Augen fällt. Dieser Unterschied tritt noch schärfer hervor, wenn man sich zu den Formen der Amu, die in der Syr-Darja fehlen, wendet; solcher Formen sind im ganzen 14, nämlich: *Triarthra longiscta*, *Diplois propatula*, ***Cathypna luna,*** *Monostyla stenroosi*, *Brachionus angularis*, ***Anuraea valga, Wolterstorffia blanchardi, Moraria mrazeki, Ectinosoma edwardsi, Daphnia longispina,*** *Macrothrix laticornis*, *Alona rectangula*, *Dunghevedia setigera* und *Poly-*

phemus pediculus; 6 davon (fett gedruckt) gehören zu der zweiten Kategorie (indifferenten). Wenn wir diese Liste näher betrachten, können wir sehen, dass das mit Ausnahme von *Triarthra* durchaus für die Uferzone oder für die Fauna der kleinen Teiche typische Formen sind. Indem wir uns zu der vollständigen Liste der Fauna des Amu wenden (39 Arten), finden wir nur 9 Limnoplanktonformen (*Polyarthra*, *Triarthra*, *Anuraea valga*, *A. cochlearis*, *Notholca longispina*, *Cyclops vicinus*, *C. oithonoides*, *Diaphanosoma*, *Bosmina cornuta*), d. h. im ganzen nur 23 %, eine sehr unbedeutende Anzahl, welche noch an Bedeutung verliert, wenn man in Betracht zieht, dass man ihnen immer nur in wenigen Exemplaren begegnet war, in größter Menge aber nur reine Uferformen, wie *Cathypna luna*, *Monostyla bulla*, *Noteus militaris*, *Alona guttata* und *Pleuroxus aduncus* gefischt worden waren.

In der Syr-Darja ist die absolute und relative Anzahl der Limnoplanktonformen größer, als im Amu, wobei einige von ihnen z. B. *Cyclops vicinus*, *Diaphanosoma* eine ziemlich bedeutende Rolle spielten; auch hier hatten non-Planktonformen: *Dinocharis pocillum*, alle Arten der Gattung *Euchlanis*, *Monostyla bulla* und *Lynceidae* die Übermacht, aber es gibt zum Unterschied vom Amu unter den Formen der Syr-Darja (die gemeinen Formen ausgenommen) beinahe gar keine, die zur zweiten Kategorie gehören.

Außer dem geringeren Reichtum an Tierformen unterscheiden sich also die Proben aus der Amu-Darja von denen der Syr-Darja durch einen viel größeren Prozentsatz der Formen der zweiten Kategorie (indifferenten) und durch einen kleineren der Limnoplanktonformen. Außer diesem in einem gewissen Grade vielleicht zufälligen Unterschied, der sich aus der Mangelhaftigkeit des Materiales aus dem Amu erklären ließe, haben diese beiden Flüsse einen gemeinschaftlichen und dabei sehr charakteristischen Zug, nämlich im Plankton die Übermacht gewisser Formen wie: *Monostyla bulla*, *Cathypna luna*, *Euchlanis*, *Salpinidae*, *Brachionus backeri* und *Noteus militaris*. In der Tat, wenn wir unsere Listen mit denen des Planktons der europäischen Flüsse vergleichen, sehen wir, dass sich uusere Flüsse trotz des gemeinschaftlichen Charakters (Vorherrschen der Rotatorien) im einzelnen scharf von den europäischen Flüssen unterscheiden und zwar durch die Abwesenheit der für die europäischen Flüsse charakteristischen und durch die Anwesenheit anderer, den letztgenannten Flüssen nicht eigenen Formen. Einerseits fehlen nämlich in unserer Liste gänzlich solche in Europa gemeine Formen, wie *Brachionus pala-amphiceros*, *Schizocerca diversicornis*, *Hyalodaphnia*, *Leptodora kindtii*, andere Formen, die in den europäischen Flüssen prävalieren, kamen in unserem Material nur in einzelnen Exemplaren vor, z. B. *Synchaetidae*, *Asplanchnidae*, *Rattulidae*, *Brachionus angularis*, *Anuraeae* u. a. Andererseits fehlen

die oben aufgezählten Formen unserer Liste, die den Fond unseren Planktonproben geben, entweder gänzlich in den europäischen Flüssen, oder man fand sie hier nur in einzelnen Exemplaren vor. Einen anderen Unterschied zwischen unseren Flüssen und denen Europas stellt *Diaptomus* vor: statt *D. gracilis* oder des ihm nahen *D. graciloides* haben wir *D. blanci*. Als letzter Unterschied endlich erscheint in unseren Flüssen der geringe Prozentsatz der Limnoplanktonformen, welche in den europäischen Flüssen gegen 50 % der allgemeinen Liste bilden (vergl. die Flüsse Rhein, Newa, Wolga, Schoschma u. a.).

Aber so sehr sich Syr- und Amu-Darja durch ihr Plankton von den europäischen Flüssen unterscheiden, so nahe stehen sie dem dritten turkestanischen Flusse — dem Murgab (s. Meissner, 1904); beim Vergleichen der Liste des Planktons dieser Flüsse beobachtet man eine überraschende Ähnlichkeit: dasselbe Vorherrschen von *Monostyla bulla*, *Cathypna luna*, *Brachionus backeri*, derselbe *Diaptomus blanci*[1]), sogar derselbe *Gyrator hermaphroditus* in einer ungeheuren Anzahl, und umgekehrt hier wie dort dieselbe Abwesenheit oder minimale Anzahl der oben aufgezählten Formen.

3. Das Plankton des Aralsees und seine vergleichende Charakteristik.

Auf Grund des untersuchten Materials besteht das Plankton des Aralsees selbst in reiner Gestalt aus folgenden wenigen Formen:

Codonella relicta
Synchaeta (viell. 2 Arten)
Brachionus mülleri
Notholca acuminata
Copepoden Larven
Cyclops leuckarti
Diaptomus salinus
Moina microphthalma
Evadne anonyx
„ camptonyx
Cercopagis pengoi
Dreissena-Larven.

Dazu muss man einige zufällige Planktonformen hinzufügen:

Brachionus backeri
Ectinosoma edwardsi
Wolterstorffia blanchardi
Moraria mrazeki
Diaphanosoma leuchtenbergianum,

von denen die ersten 4 zu der Uferfauna gehören und die letzte von den Flüssen hergetrieben ist.

Alle diese Planktonformen (ich spreche nur von der ersten Liste) konnten während der ganzen Periode konstatiert werden, in der L. Berg's Untersuchungen stattfanden, d. h. in den Monaten Mai, Juni, Juli, August und September. In der einzigen Planktonprobe unter dem Eise aus der Bucht Sary-Tscheganak vom 22. November 1901 wurden nur folgende Formen konstatiert:

Copepoden-Larven (wenig)
Cyclops leuckarti (einzelne Exemplare)
Diaptomus salinus (häufig).

1) In meinem Artikel über das Murgab-Plankton ist dieser *Diaptomus*, irrtümlich als *D. wierzeyeki* angeführt.

Indem wir uns zu den Quantitätsverhältnissen wenden, finden wird, dass das Plankton des Aralsees im allgemeinen sehr reich, aber höchst monoton erscheint: es besteht im ganzen nur aus 3 Formen — Copepoden-Larven, *Diaptomus salinus* und *Dreissena*-Larven. Auf diesem „Fond“ treten die übrigen oben aufgezählten Formen hervor, wobei beide *Evadne* und *Codonella relicta* in einer bedeutenden Anzahl gewöhnlich, die übrigen aber immer als einzelne Exemplare gefunden wurden. Was den *Cereopagis pengoi* betrifft, so lebt dieses Krebschen nur in tieferen Schichten und es wurden nur sehr selten einzelne Exemplare in den Proben der Oberfläche konstatiert.

Dies der Charakter des Aralplanktons. Wir wollen jetzt sehen, welche vergleichende Charakteristik man ihm geben kann.

Jedem, der zum Studium der Fauna des Aralsees schreitet, drängt sich augenblicklich der Vergleich dieses Bassins mit denen des Kaspisees und des Azowschen Meeres sowie auch mit den Limanen der Flüsse des Schwarzen Meeres auf.

W. Sowinsky (1902) stellt eine selbständige zoogeographische Provinz — die Ponto-Kaspi-Aralsche — auf, weil in allen diesen Bassins originelle Autochthonenformen vorhanden sind, denen man nirgends mehr begegnet. Am schärfsten ist diese zoogeographische Selbständigkeit im Kaspisee, am wenigsten im Schwarzen Meer, welches sich unter dem starken Einflusse des Mittelmeeres befindet, ausgedrückt; aber im Schwarzen Meer sind besondere Teile vorhanden, die durch den Bestand ihrer Fauna als Teilchen des Kaspisees erscheinen —, das sind die Flusslimanen, und teilweise das Azowsche Meer, welches auch nichts anderes als einen Liman des Don[1]), nur in einem großartigen Maßstab, darstellt. Die Fauna des Aralsees weicht nicht so stark von der des Kaspisees ab und enthält 55,6 % Autochthonenformen, mit denen sich 44,4 % der Süßwasserformen vereinigten dank der bedeutenden Zufuhr von Süßwasser durch die Flüsse Syr und Amu.

Die Untersuchungen des Planktons des Aralsees (1903) und des Azowschen Meeres (1902) von S. Sernow gaben ein neues Material, das die Ähnlichkeit des Aral mit dem Kaspi noch größer erscheinen lässt und die allgemeine Genesis der Fauna aller 3 Bassins feststellt; im einzelnen, hinsichtlich des Aralplanktons sagt dieser Autor folgendes: „dass sich überhaupt die kaspischen Krebschen im Aral nachweisen ließen, das erfordert keine besondere Erklärung — die Vereinigung des Aral mit dem Kaspisee während der aralkaspischen Epoche ist allen gut bekannt; hier entsteht eher eine andere Frage: warum haben wir im Aralsee so wenig kaspische

1) Ich gebrauche hier dieses Wort in seiner morphologischen, aber durchaus nicht in seiner genetischen Bedeutung, denn im letzteren Sinne erscheint „Liman“ als die untere Strömung des Flusses, deren sich das herangeströmte Meer bemächtigt hat.

Krebschen und dabei ausschließlich Cladocèren, aber keinen einzigen Copepoden?" Die Erklärung hierfür sieht der Verfasser in dem Vermögen der Cladoceren, Dauereier zu bilden und demzufolge einer größeren Fähigkeit, ungünstige Lebensbedingungen zu ertragen, als dies den Copepoden möglich ist. Worin diese ungünstigen Bedingungen bestanden, sagt uns der Verfasser aber nicht.

Auf diese Weise muss man nach allen gegebenen Anhaltspunkten schließen, dass das Plankton des Aralsees in einem seiner Teile einen Rést des Kaspi vorstellt, und dass diese Planktonten imstande waren, den Kampf mit ungünstigen Lebensverhältnissen zu bestehen. Das waren dann die autochthonen Formen, die übrigen aber erscheinen als Neuansiedler, die entweder von Syr und Amu, oder auf irgendeine andere Art hergebracht sind.

Unsere Anhaltspunkte ergeben, wie es mir scheint, die Möglichkeit, und eine ziemlich begründete, Schlüsse anderen Charakters über die Genesis der Aralplanktonformen zu ziehen, welche den Schlüssen der vorhergehenden Verfasser widersprechen. Man ist leider gezwungen, wegen des gänzlichen Fehlens anderer Nachrichten über den Kaspi und die Limanen des Schwarzen Meeres alles weitere nur auf Grund der Beobachtung einer Gruppe von Tieren — den Crustaceen — aufzubauen.

Der größeren Übersichtlichkeit wegen erlaube ich mir, parallele Listen der zu vergleichenden Bassins anzuführen.

I. Liste.

Die Crustaceen des Aral und ihre Verbreitung in den anderen Bassins.

Aral	Kaspi	Azow	Limanen von		Zentral-asiatische Seen	Kosmo-politen
			Bug	Donau		
Cyclops leuckarti	—	—	—	—	+	+
Halicyclops aequoreus . . .	—	—	—	—	—	+
Diaptomus salinus	—	—	—	—	+	+
Wolterstorffia blanchardi . .	—	—	—	—	+	+
Iliophilus flexibilis	+	—	—	—	—	+
Ectinosoma edwardsi . . .	—	—	—	—	?	+
Laophonte mohammed . .	—	—	—	—	—	+
Moina microphthalma . . .	—	—	—	—	+	—
Evadne anonyx	+	—	} ?	—	—	—
„ camptonyx	+	—		—	—	—
Cercopagis pengoi	+	+	+	?	—	—
Prozentinhalt:	45,45 %	9,09 %	9,09 %	—	36,36 %	63,63 %

II. Liste.

Kaspische Planktoncrustaceen und ihre Verbreitung.

	Azow	Donau-Liman	Dniestr-Liman	Beresan-Liman	Bug-Liman	Aral
Limnocalanus grimaldi	—	—	—	—	?	—
Heterocope caspia	+	—	—	—	?	—
Poppella guernei	+	—	—	—	—	—
Temorella grimmi	—	—	—	—	—	—
„ lacinulata	+	—	—	—	—	—
„ affinis	+	—	—	—	—	—
Cercopagis socialis	—	—	—	—	—	—
„ robusta	—	—	—	—	—	—
„ micronyx	—	—	—	—	—	—
„ prolongata	—	—	—	—	—	—
„ pengoi	+	?	—	—	+	+
„ anonyx	—	—	—	—	—	—
„ gracilima	—	—	—	—	—	—
Apagis cylindrata	—	—	—	—	—	—
„ longicauda	—	—	—	—	—	—
Evadne anonyx	—	—	—	—	—	+
„ maximovitschi	—	—	—	—	—	—
„ meotica var. hircus	+	?	—	?	+	—
„ camptonyx	—	—	—	—	—	+
„ trigona	+	—	—	—	—	—
Cumacea	+	?	+	?	+	—
Mysidae	+	+	+	+	+	—

Wenn wir die zweite Liste näher betrachten, bemerken wir, dass ein scharfer Unterschied in dem Bestande der kaspischen Vertreter im Plankton des Aralsees einerseits und den Limanen des Schwarzen Meeres anderseits beobachtet wird. Während für diese letzteren das Vorhandensein der Cumaceen und Mysiden charakteristisch ist, fehlen sie im Aral gänzlich. Dieser Unterschied in der Verbreitung der höheren Crustaceen wird noch augenfälliger, wenn man die nicht planktonischen Gattungen *Gammarus*, *Corophium*, *Gmelinopsis*, *Amathillina* und *Niphargoides* in Betracht zieht, Gattungen, welche ziemlich reich in den Limanen des Schwarzen Meeres vertreten sind, in Aral aber gänzlich fehlen[1]).

Was stellen also die mit den kaspischen identischen aralschen Cladoceren (3 Arten) vor? Erscheinen sie als autochthone Bewohner des Arals, wie alle vorher genannten Verfasser denken? Ich nehme mir die Freiheit, diese Frage nach folgenden Erwägungen

1) Die Nachforschungen des Prof. Dr. A. Ostroumoff u. a. haben mit einer auf dem Studium überzeugenden Gruppen wie *Spongia*, *Polychaeta* und *Mollusca* gegründeten Anschaulichkeit den relikten Charakter der offenen Limanen des Schwarzen und des Azowschen Meeres aufgeklärt. In diesen Bassins haben wir ohne Zweifel Überreste des postpliocänen Kaspisees, welche durch den Andrang des durchgebrochenen Mittelmeeres in passendere Verhältnisse zurückgetreten sind.

verneinend zu beantworten: die von uns untersuchten Vertreter der aralschen Fauna, mit Ausnahme der 3 bezeichneten, können nicht den Bedingungen, welche von Sowinsky vollkommen richtig an die gegenwärtigen Reste des postpliocänen Kaspi gestellt werden, genügen; im Gegenteil, sie erscheinen alle entweder als weitverbreitete kosmopolitische Formen, oder sie bevölkern die umliegenden Bassins, kommen aber im Kaspisee nicht vor (*Moina microphthalma*); Formen jedoch, welche typisch für den Kaspi und zugleich am meisten beweisführend für die Reliktennatur (*Cumacea*, *Gammaridae*, *Mysidae*) sind, findet man im Aral gar nicht vor. Bei den vorhandenen Cladoceren aber (*Evadne anonyx*, *E. camptonyx* und *Cercopagis pengoi*) existieren Dauereier, in welcher Form verschiedene Süß- und Salzwassercladoceren mit Hilfe des Windes und der Vögel ihre Übersiedelungen gewöhnlich vollziehen. Daher sind ja so viele Cladoceren Kosmopoliten und beinahe die undankbarste Gruppe für zoogeographische Schlüsse. Wohl gibt es ausschließlich endemische Formen auch unter den Cladoceren, aber das wird durch irgendwelche spezifische Züge des bewohnten Bassins bedingt. Wenn sich aber in der Nähe ein Bassin mit ähnlichen Lebensbedingungen vorfindet, ist es ganz unmöglich, zuzulassen, dass die Cladoceren aus dem ersteren dorthin auf die bezeichnete Weise nicht übersiedeln. Solch eine Erscheinung haben wir auch im Aralsee.

Die geologischen Anhaltspunkte liefern keine bestimmten Beweise, ob der Ort, welchen der Aral jetzt einnimmt, während der Existenz des postpiocänen Kaspisees von diesem letzteren eingenommen wurde, oder ob hier Festland war. Nach der Meinung einer so bedeutenden Autorität, wie E. Reclü, trocknete der Aralsee vor einigen hundert Jahren beinahe vollkommen aus und stellte eine Reihe kleiner Salzseen dar, in denen, begreiflicherweise, alle oben genannten kaspischen Formen umkommen mussten, wenn solche darin waren, was aber wieder — wie oben gesagt — unbewiesen erscheint.

Auf Grund des Erklärten müssen wir zu dem Schlusse kommen, dass der gegenwärtige Aral ein verhältnismäßig junges Bassin darstellt und dass alle seine Planktonvertreter Neuansiedler, 3 aber seiner kaspischen Cladoceren durchaus nicht als autochthone Bewohner anzusehen sind.

Die Bestätigung des Gesagten können wir auch in den anderen Gruppen des Tierreichs finden: dafür spricht die Abwesenheit der Vertreter der Gattung *Hypania*, ursprüngliche kaspische Schwämme; endlich sprechen auch die Fische dafür: die kaspischen Kaulköpfe (*Gobiidae*) fehlen gänzlich im Aral, alle Fische aber, welche darin leben, erscheinen als Neuansiedler aus der Syr- und Amu-Darja. (Eine für mich bis jetzt unerklärliche Ausnahme stellt *Pygosteus platygaster* var. *aralensis* vor.)

Wenn wir von der Annahme ausgehen, dass die in der gegenwärtigen Arbeit betrachteten Vertreter der Fauna des Aralsees alle als Neuansiedler zu betrachten sind, haben wir noch nachzuweisen, von wo sie denn übergesiedelt sind. Es ist sehr leicht, diese Frage zu beantworten, wenn man in die erste Liste blickt. Es zeigt sich, dass 3 von ihnen — *Evadne anonyx*, *E. camptonyx* und *Cercopagis pengoi* — aus dem Kaspisee, alle übrigen Formen aber aus den Seen Zentralasiens, mit denen nämlich der Aralsee bezüglich seines Planktons die größte Ähnlichkeit hat, hergebracht sind. Sogar die endemische Form dieser Seen, *Moina microphthalma*, hat im Aral passende Existenzbedingungen gefunden und sich hier ungeheuer vermehrt.

Das von den Crustaceen Gesagte gilt auch vollkommen für die Rotatorien des Aralsees, so dass nur eine Form übrig bleibt — die Infusorie *Codonella relicta* -- die bis jetzt nur aus dem Aralsee und dem Azowschen Meer bekannt ist. Diese Art aber steht der *Codonella lacustris* des Süßwassers sehr nahe, und für mich selbst bleibt die Frage offen, ob es sich hier um eine Veränderung der Art in 2 verschiedenen Bassins unter dem Einflusse gleicher Existenzbedingungen handelt. Die Art ist zweifellos im Aral autochthon, da sie im Kaspisee bis jetzt noch nicht gefunden worden ist.

Ich meine also, dass wir den Aralsee für ein verhältnismäßig junges Bassin halten müssen, das nicht als Überrest des postpliocänen Kaspisees erscheint und dass die Fauna des Aralsees eine Neuansiedlung darstellt; für die Mollusken aber müssen wir nach einer anderen Erklärung ihres Erscheinens im Aral suchen.

Kasan, 27. April 1907.

Literatur.

1904. Meissner, W. Notiz über das Plankton des Flusses Murgab (Merw, Turkestan). — Zool. Anz. Bd. XXVII, Nr. 20/21.

1902. Sernow, S. Das Plankton des Azowschen Meeres und seinen Limanen. — Ann. du Musée Zool. d. l'Academie de St. Petersburg.

1903. — Über das tierische Plankton des Aralsees nach von L. S. Berg im Jahre 1900 gesammelten Materialien. — Wiss. Resultate der Aral-Expedition, Lief. III, Taschkent.

1902. Sowinsky, W. Einleitung zum Studium der Fauna des Ponto-Kaspi-Aralschen Bassins, als einer selbständigen zoogeographischen Provinz. — S.-A. Kieff.

Zur Psychobiologie der Hummeln. I.

Von Dr. H. v. Buttel-Reepen, Oldenburg i. Gr.

(Schluss.)

Inhalt.

***Apis mellifica* L. und die Art ihres Blütenbesuches.** Ich gebe zum Vergleich folgendes. Die *Mellifica* macht sehr viele, anscheinend nutzlose Untersuchungen an Blütennektarien. Blüten, die unausgesetzt beflogen und zweifellos bis aufs äußerste ausgebeutet sind, werden von Neuankommenden oder auch von früheren Besuchern, die soeben erst eine Visite abgestattet hatten, oft wieder in schneller Reihenfolge visitiert. Naturgemäß werden diese Nachuntersuchungen aufs rascheste erledigt, da es eben nichts mehr einzuheimsen gibt, so dass es oft nur ein An- und Abfliegen ist. Bei näherer Beobachtung sieht man aber das jedesmalige Untersuchen mit dem Rüssel. Das Geruchsvermögen ist also bei der Honigbiene jedenfalls nicht so gestaltet, dass schon das Anfliegen allein — ohne Untersuchung mittels des Rüssels — genügt, um die Anfliegende sofort über das Vorhandensein von Nektar zu orientieren.

Der bekannte Physiologe Hensen-Kiel beschäftigte sich früher auch mit der Bienenbiologie als damaliger Vorsitzender des Schleswig-Holsteinischen Zentralvereins für Bienenzucht. Er schreibt über diese Frage folgendes (11): Beobachtet man die Bienen beim Einsammeln des Honigs, so wird man bald herausfinden, dass sie bei dieser Arbeit sehr dem Zufall überlassen sind. Ich beobachtete an Johannisbüschen (*Ribes rubrum*), die ziemlich gut honigten und in denen die Bienen stark summten, wie außerordentlich häufig die Bienen (welche keine Höschen tragen) in leere Blüten gingen und, weil sie nichts fanden, sogleich weiterflogen, wie dagegen viele Blüten ungeleert stehen blieben, weil die Bienen sie zufällig den ganzen Tag über nicht aufsuchten. Ich habe nie gesehen, dass eine Biene von einer mit Nektar gefüllten Blüte fortging, ohne dieselbe zu entleeren und daher schließe ich, dass diese Blüten zufällig ungeleert blieben. Andere Male habe ich gesehen (an Kürbisblüten), dass eine und dieselbe Biene im Laufe weniger Minuten dreimal auf dieselbe Blüte ging, obgleich bereits aller Honig von ihr daraus entleert war. Das erstemal verweilte sie in der Blüte über eine Minute und sammelte eifrig den Honig, die beiden anderen Male kehrte sie gleich wieder um, sobald sie den Grund der Blüte erreicht hatte, es war da nichts mehr zu holen. Dies Verhalten der Bienen ist ziemlich auffallend; man sollte doch glauben, dass ihr Geruch und ihr Gesicht gerade für den Zweck des Honigsammelns eingerichtet seien. Es scheint jedoch nach den Beobachtungen, dass das Gesicht die Bienen nur zu den Blüten hinführt, ihnen aber den Nektar selbst nicht zeigt, mag nun das Auge nicht scharf genug sein, um den Nektar zu sehen, oder mögen die Einrichtungen des nervösen Zentralorgans noch zu unvollkommen

sein, um aus dem Gesichtseindruck, welchen die Honigfeuchtigkeit macht, den Schluss auf das Vorhandensein von Nahrung abzuleiten. Ob der Geruchssinn der Bienen ein scharfer ist oder nicht, kann aus den obigen Beobachtungen wohl nicht abgeleitet werden. Wenn die Tiere beim Honigsammeln sind, werden sie wohl ganz in einer Atmosphäre von Honigduft schweben und nicht mehr gut unterscheiden können, ob die eine Blüte einen stärkeren Duft verbreitet als die andere. Dass Honig die Bienen auch dann herbeizieht, wenn sie ihn nicht sehen können, ist ja eine durchaus sichere Tatsache; hier kann wohl nur der Geruch das Anziehende sein."

Man muss dieser Ansicht Hensen's vollkommen zustimmen und die neueren Arbeiten von Andreae (12), Detto (13) u. s. w. bestätigen für die *Mellifica*, dass die Farbe der Blüten die Hauptrolle bei der Hinleitung spielt, doch ist zu beachten, dass die stark besuchten *Ribes*-Arten sehr unscheinbare Blüten haben, hier wirkt offenbar aus der Ferne der Geruchssinn als Leitreiz. (Vgl. a. 19.)

Da nun die *Ribes*-Arten auch von den Hummeln viel aufgesucht werden, so ergibt sich für diese dieselbe Schlussfolgerung. Lie-Pettersen (16) kommt gleichfalls zu der Ansicht, dass „der Hummelschwarm ausschließlich durch den starken Nektar- und Harzgeruch zu den unansehnlichen aber honigreichen *Ribes*-Blüten gelockt wird."

Es ist jedem Hummeljäger bekannt, dass Hummeln eine uns merkwürdig erscheinende Auswahl unter völlig gleichartigen Blüten treffen, dass sie z. B. auf einem schwach besuchten Kleefelde Blüten anfliegen und sofort wieder ohne Untersuchung verlassen, die kurz darauf von anderen Hummeln ausgiebig ausgebeutet werden. Es ist ganz ausgeschlossen, dass die zahlreichen, zu einem Blütenstande dicht vereinigten Kelche eines Kleeblütenköpfchens in dem Moment alle ohne Nektar gewesen sein sollten, wie es nach der Wagner'schen Ansicht sein müsste. Kurz, es scheint mir, dass diese verwickelten und schwierig zu durchschauenden biologischen Verhältnisse nicht so einfach durch die Annahme eines „spezifisch gestalteten Geruchsvermögens" der Lösung unterliegen.

Der Instinkt des Anbeifsens der Blüten. Überdies widerlegt sich Wagner selbst schlagend, wie mir scheint. Nachdem er auch bei Vertretern von *B. terrestris* dieses seltsame Geruchsvermögen konstatierte, heisst es später: „*Bombus terrestris* und seine Varietäten (nicht aber die Hummeln überhaupt) besitzt den speziellen Instinkt, in der Blütenkrone gewisser Blumen Öffnungen anzubringen, ohne Rücksicht darauf, ob diese Blüten Honig enthalten oder nicht (aber durchaus nicht zu dem Zwecke, um den Zugang zu dem Honig zu erleichtern), obgleich diese Öffnung den Hummeln späterhin beim Einsammeln von Honig von Nutzen sein kann. Auf welche Weise konnte sich nun ein so merkwürdiger Instinkt heraus-

bilden? Offenbar auf demselben Wege, wie jeder andere Instinkt, d. h. durch ein zufälliges Abweichen von den Gewohnheiten, welches sich für die Art als vorteilhaft erwies."

Das dürfte doch — um die Instinktsfrage vorerst zu erledigen — eine sehr unbefriedigende Erklärung sein. Haben sich denn Instinkte durch zufällige Abweichungen von Gewohnheiten gebildet? Sind Instinkte überhaupt vererbte Gewohnheiten? Die Mehrzahl der Psychobiologen verneint diese Frage. Und dann soll sich dieses Durchbeißen der Blütenkrone sogar herangebildet haben ohne einen Bezug auf den damit zu erlangenden Nektar? Hier spielen doch ganz andere Fragen noch hinein, z. B. die Rüssellänge. *B. hortorum* hat beispielsweise das Durchbeißen nicht nötig, da diese Art einen längeren Rüssel hat. Überdies ist es nicht richtig, dass *B. terrestris* diese Fähigkeit allein besitzt. Ich beobachtete sie oftmals bei *B. mastrucatus* an den Blütenröhren von *Enziana*- und *Aconitum*-Arten[1]). Ich glaube daher, dass auch noch andere Hummeln diese Fähigkeit haben dürften. Die Hummeln haben überhaupt den Instinkt, das anzunagen, was sie, um mich hier kurz auszudrücken, erlangen müssen, also das, was ihnen biologisch notwendig ist. So beruht ihr ganzer Nestbau auf einer Nagetätigkeit, sie benagen die Zellen, wenn sie die „Jungen" befreien u. s. w. Ist der Rüssel also nicht genügend lang, um den Nektar zu erreichen, so werden sie auch die Blüten annagen resp. durchbeißen. Beweisend für diese Ansicht dürfte es sein, dass, wie Lie-Pettersen beobachtete (16), nur die kleinen Arbeiterinnen von *Mastrucatus* die Kronröhren von *Trifolium pratense* durchbeißen. Überlegungen, intelligente Prozesse spielen hierbei erstmalig keine Rolle, das geht instinktmäßig vor sich. Wohl aber können im individuellen Leben Lernprozesse hinzutreten, denn dass ein Lernvermögen resp. Gedächtnisvorgänge auch bei den Hummeln vorhanden sind, ist zweifellos und wird auch durch Wagner bewiesen. Und trotz des „spezifisch gestalteten" Geruchsvermögens, welches auch *B. terrestris* befähigen soll, schon im Anfluge — ohne nähere Untersuchung — zu entscheiden, ob eine Blüte Nektar hat oder nicht, soll das Annagen doch vor sich gehen, selbst wenn die Blüte keinen resp. noch keinen Nektar hat? Da dürfte doch eins das andere widerlegen.

Dieser Widerspruch zwischen Geruchsvermögen und Annagen nektarloser Blüten ist auch Wagner nahe getreten. Er erklärt das einfach für eine „Ausnahme". „Diese Ausnahme bildet natürlich keine Ausnahme, sondern sie stellt eine Neubildung dar, welche mit der Psychologie bereits seit langer Zeit eingebürgerter, das

1) Z. B. im August 1906 im Engadin bei Scanfs. Lie-Pettersen (16) konstatierte das gleiche von *B. mastrucatus* in Norwegen bei *Lonicera periclymenum*, *Aconitum* etc.

Einsammeln von Nahrung durch die Hummeln begleitenden Handlungen durchaus nichts zu tun hat.“ Diese Erklärung einer Ausnahme, die keine ist, befriedigt doch erst recht nicht, sie hat allerdings den Vorzug der Einfachheit. Es scheint mir jedoch, dass beide in Betracht kommenden Erklärungen Wagner's irrtümliche sind, zumal auch meine Beobachtungen, wie schon ausgeführt, direkt gegen dieses „spezifische“ Geruchsvermögen sprechen.

Die Konstanz der Auswahl beim Blütenbesuch. Wagner glaubt, dass „eine jede Art von Hummeln sich an ein und demselben Tage systematisch an ihre Gewächse hält, d. h. an die Gewächse, deren Blüten ihr die beste Ausbeute gegeben haben.“ Er erklärt durch diese Hypothese resp. Beobachtung, „warum die Hummeln an gewissen Tagen den Klee gar nicht besuchen, sondern nur die Blüten der Taubnessel oder von *Scabiosa arvensis*; ferner gibt dies die Erklärung für die Entstehung jenes Irrtums, nachdem die Hummeln angeblich violette Blüten allen anderen vorziehen; endlich wird dadurch auch der Grund für die Fehlerhaftigkeit solcher Schlüsse aufgeklärt, wie sie auf Grund der Versuche von Plateau gezogen wurden: die Hummeln haben sich auf die künstlichen Blüten Plateau's einfach aus dem Grunde nicht niedergelassen, weil sie die Blüten der nachgeahmten Pflanze an dem betreffenden Tage überhaupt nicht besuchten.“ Aber Wagner fügt hinzu: „oder aus anderen Gründen, deren Erklärung nur durch Beobachtungen im Walde und auf der Wiese festgestellt werden kann.“

Diese Darlegungen erscheinen nicht völlig ausreichend, es kommen hier, so däucht mir, auch alle jene Instinkte in Frage, die sich z. B. bei der *Apis mellifica* in so ausgeprägter Weise durch das — ich möchte sagen — Gebundensein an eine bestimmte Blütenart innerhalb eines gewissen Zeitraumes zeigen, jene Instinkte für Farbe und Form (vgl. 9, 10, 12, 13).

Es erscheint äußerst unwahrscheinlich, dass es sich bei den Hummeln anders verhalten sollte. Befliegt also frühmorgens eine Hummel oder Biene irgendeine ihrer Weideblumen, so wird sie sich vorerst nur an diese Art halten, ganz gleichgültig, ob ihr die Blüten dieser Art viel oder wenig bieten. Zur Entscheidung einer „besten Ausbeute“, wie Wagner will, müssten doch fast intelligente Vergleiche gezogen werden und um solch einen Vergleich zu machen — angenommen die Hummel wäre fähig, diese Überlegung auszuführen —, wäre es doch notwendig, dass sie erst verschiedene Blüten befliegt und gerade das sehen wir nicht. Wie soll sie sonst wissen, dass gerade die besondere Blütenart die „beste“ ist?

Zur Psychologie des Ausfluges der Hummeln und der Rückkehr zum Neste hat Wagner eine Fülle von Beobachtungen angestellt, die aber kaum etwas Neues bieten, da das Benehmen der Hummeln in der Hauptsache nicht das geringste Abweichende zeigt,

von dem von mir bei der Honigbiene Festgestellten. Nur die psychologischen Erklärungen laufen auf anderen Bahnen. Hier vermag ich dem Verfasser wiederum nicht zu folgen.

Wagner sucht zu beweisen, dass in der nächsten Nähe des Nestes nur das Sehvermögen, also Orientierung durch die Augen (Aufspeicherung von Erinnerungsbildern) in Frage komme. Das Benehmen der Hummeln ist dabei, wie gesagt, ganz dasselbe wie bei der Honigbiene, wie ich es früher zu schildern versuchte (10). Diese „Sehgrenze“ beträgt nach Wagner niemals mehr als etwa 140—170 cm (an anderer Stelle 140—175 cm), dann beginnt die „Unterscheidungsgrenze“, die etwa 10 m umfasst und die nur noch undeutliche Eindrücke dem Sehorgan übermittelt und schließlich folgt der ominöse „Richtungssinn“, der die Hummeln „geraden“ Fluges zur Tracht leitet. In der Nähe der zu befliegenden Blüten „erweisen sich die Augen der Hummeln als Organe, welche ihnen die Möglichkeit bieten, hauptsächlich die Farben und in gewisser Entfernung auch die Gestalt der Pflanzen zu unterscheiden. Weder diese noch jene prägen sich dem Gedächtnisse der Hummeln ein, da diese letzteren, um sich eines Gegenstandes zu erinnern, denselben viele Male umfliegen müssen, wobei sie sich in gewohnter Weise zickzackartig um ihn herumbewegen.“ Dass diese letztere Ansicht ein Irrtum sein dürfte, geht schon daraus hervor, dass einzelne Individuen stunden-, oft tagelang eine besondere Blumenart befliegen, während andere Nestinsassen andere Blüten in großer Stetigkeit bevorzugen. Wagner weist selbst, wie eben bemerkt, auf diese Eigentümlichkeit hin. Wie will das einzelne Individuum dieselbe Blütenart wiedererkennen, wenn nicht durch die Augen also durch Gedächtnisprozesse, und doch bemerken wir hierbei keinen Zickzackflug oder kreisende Orientierung, denn dass bei näherer Orientierung nur ein Zickzackflug zu bemerken ist, wie Wagner meint, ist ein Irrtum, wir sehen auch Kreise und Schleifenbildungen. Nach Einsammeln der Nahrung fliegt die Hummel nach Wagner wieder infolge des „Richtungssinnes geraden Fluges zum Nest zurück, bis dann in größerer Nähe aufs neue die „Unterscheidungsgrenze“ und dann die „Sehgrenze“ wirken und das Hineinleiten in das Nest selbst besorgen.

Der Richtungssinn. Dieser „Richtungssinn“ soll der „Richtungssinn der Autoren“ sein. Hier dürfte ein Irrtum vorliegen. Der Richtungssinn im speziellen ist eine uns unbekannte Kraft, welche Insekten, Vögel etc. in gerader Linie zum Neste etc. ziehen und der nichts mit der gewöhnlichen Orientierung durch die Augen zu tun haben soll. Es soll da noch etwas „Geheimnisvolles“ zugrunde liegen. Ich bin ein entschiedener Gegner dieser unbekannten Kraft und weder ein mehrjähriger Aufenthalt unter den Eingeborenen des malayischen Archipels, die bekanntlich — wie andere „Natur-

menschen" — auch diesen Richtungssinn besitzen sollen, noch das eingehendste Studium verschiedener Insekten etc. haben mich von seinem Vorhandensein überzeugt. In der schon mehrfach erwähnten Schrift (10) glaube ich — in bezug auf die Honigbiene — mit dieser „unbekannten Kraft" aufgeräumt zu haben. Wagner blieb diese Schrift anscheinend unbekannt. Dass auch bei den Brieftauben kein Richtungssinn in Frage kommt, dürfte H. E. Ziegler bewiesen haben (14). Vgl. a. Weismann's Widerlegung des Richtungssinnes bei der *Chalicodoma* (15).

Bei Wagner ist aber der Richtungssinn etwas ganz anderes. Er sagt: „Dass der Richtungssinn jedoch nichts derartiges darstellt, was außerhalb der uns bekannten Sinnesorgane liegen würde, sondern bei den Hummeln auf die Sehorgane begründet ist (wenngleich diese auch anders funktionieren als bei dem Betrachten von Gegenständen auf kurze Entfernung), davon werden wir unter anderem durch die Tatsache überzeugt, dass die Hummeln, wenn sie der Möglichkeit beraubt sind, ihre Augen in der Weise zu benützen, wie sie dies bei dem Abfluge und der Rückkehr auf weite Entfernungen tun, von dem Richtungssinn im Stiche gelassen werden." Also nichts weiter als Orientierung durch die Augen, Gedächtnisprozesse!! Die ganzen Angaben Wagner's sind nur eine Bestätigung des von mir bei den Bienen Festgestellten und im Grunde ist auch seine Erklärung nur ein Kommentar meiner Ansichten.

Über „Orientierung und Ortsgedächtnis der Hummeln" hat ebenfalls Lie-Pettersen (16) kürzlich recht interessante Beobachtungen veröffentlicht. Sie decken sich bis in Einzelheiten genau mit dem von mir bei der Honigbiene Festgestellten, auch seinen offenbar die gesamte Biologie der sozialen Insekten überschauenden Erklärungen vermag ich nur zuzustimmen. Lie-Pettersen ist ein scharfer und vorsichtiger Beobachter.

Aus seinen zahlreichen Feststellungen seien hier einige angeführt. „Fällt eine Hummel unversehens aus dem Neste" (es ist hier ein hochstehendes Beobachtungsnest gemeint), „und wird diesem auf die Weise auf einen größeren Abstand entrückt, ohne vorher sich mit dem Nestort orientiert zu haben, wird es ihr schwer, dahin zurückzufinden. Sie kehrt in solchem Falle immer zu der Stelle zurück, wo ihre eigentliche Orientierungsweise anfing und muss da eingefangen und ins Nest zurückgesetzt werden." — Bei der Honigbiene ist es ebenso. (Vgl. 10.)

„Dass die Hummeln auf Veränderungen des Terrains in der Nähe des Nestes aufmerksam sind und sich infolgedessen desorientieren, kann man sehr leicht während der Heuernte beobachten, wenn das Gras um und über der Neststelle gemäht wird. Die heimkehrenden Arbeiterinnen (*Agrorum*, *Rajellus* und *Smithianus*)

können oft erst nach Verlauf von längerem Suchen und Sichorientieren das Nest wiederfinden. Ist dasselbe vom abgemähten Grase bedeckt, fliegen sie oft suchend von einem Hauhaufen zum anderen, kriechen auch häufig in dieselben hinein und zeigen deutlich, dass sie sich nicht zurechtfinden."

Für die „unbekannte Kraft" Bethe's (17) bleibt auch hier kein Spielraum. (Vgl. a. 19.)

Bei *Hortorum-Harrisella* beobachtete Lie-Pettersen auch das Zurückfliegen zur alten Neststelle, wenn das fortgenommene Nest innerhalb des Flugkreises blieb, in diesem Falle ca. 200 m, also auch hier dasselbe wie bei *A. mellifica* (10). Die Vergesslichkeit scheint allerdings bei den Hummeln größer zu sein als bei der *Mellifica*. „Meiner Erfahrung zufolge ist gewöhnlich ein halber Tag hinreichend, sie die alte Neststätte vergessen zu machen."

Der Hummeltrompeter und die Ventilation der Hummelnester. Mein Versuch, die Jahrhunderte alte Fabel vom Hummeltrompeter, der frühmorgens das Volk zur Arbeit weckt, auf eine biologisch vernünftige Basis zu stellen, hat im allgemeinen die Anerkennung der Biologen gefunden, doch ist auch ein Widerspruch nicht ausgeblieben, freilich ohne eine Begründung. Meine früher ausgesprochene Ansicht (3), dass der flügelschlagende und stark dabei summende Arbeiter nur ein Ventilator sei, der die schlechten Gerüche vertreibe, resp. für Lufterneuerung sorge, findet nun durch Lie-Pettersen eine Bestätigung und zwar bis in alle Einzelheiten. Ich mache hier nur aufmerksam auf die Stellung des „Trompeters" in der Nähe der Ventilationslöcher und auf den dicht schließenden Beobachtungskasten u. s. w. und muss im übrigen auf meine angezogenen Ausführungen verweisen.

Lie-Pettersen hielt ein *Lapidarius*-Nest in einem Glaskasten in einem nach Süden belegenen Fenster. Vom „wolkenlosen Himmel" strahlte die Sonne auf den Behälter, da bemerkte Lie-Pettersen zwischen 10 u. 11 Uhr vorm., wie 2 Arbeiterinnen, genau wie es von den „Trompetern" geschildert wird, auf dem Wachsdache des Nestes in der Nähe zweier in der Wachsdecke befindlichen Löcher, stark zu summen und mit den Flügeln zu schlagen anfingen. Von einem „Wecken" des bereits seit frühem Morgen in lebhafter Flugtätigkeit begriffenen Volkes konnte natürlich keine Rede sein. „Die Erscheinung währte über eine halbe Stunde, wonach die beiden, augenscheinlich ermatteten Tiere ungefähr gleichzeitig ihre Bewegungen einstellten und sich durch das größere Loch in der Wachsdecke hinunter ins Nest begaben. Später am Tage sah und hörte ich sie nicht mehr." Am nächsten Tage wiederholte sich dasselbe gegen 11 Uhr vormittags.

Da nun die Sonne erst gegen 10 Uhr zum Neste gelangte und gegen 1 Uhr wieder fort war, „ist es klar, dass es sich hier um

Ventilation des Nestes handelte." „Die durch die direkten Sonnenstrahlen erhöhte Temperatur und der Feuchtigkeitsgehalt im Neste hatte die Hummeln so belästigt, dass eine Luftveränderung notwendig war." Offenbar war es später nicht mehr möglich, das Nest genügend zu ventilieren, da die Hitze etc. zu sehr zunahm, die Ventilatoren stellten daher die Arbeit ein und Lie-Pettersen bemerkte, dass „die meisten daheim gebliebenen Hummeln gegen Mittag den Behälter verließen und draußen herumkrochen, da Temperatur und Feuchtigkeit so unerträglich geworden, dass die Königin und ihre Genossen gezwungen waren, sich außerhalb des Behälters zu lüften."

Auch die Stellung der ventilierenden Hummeln in gerader Linie hintereinander (Lie-Pettersen beobachtete einmal sogar drei Fächler), erinnert an die gleiche Stellung der fächelnden Bienen (vergl. 3), da eine der anderen die Luftwelle gleichsam zuwirft. Dass tatsächlich ein kräftiger Luftstrom erzeugt wird, konnte Lie-Pettersen experimentell nachweisen.

Wenn nach Lie-Pettersen's Angabe der schwedische Forscher S. Bengtson trotz allem seine Anschauung beibehält, dass bei dem von ihm beschriebenen Falle (18) „von irgendeiner Ventilation nicht die Rede sein könne, dass er es wirklich mit einem „Trompeter" zu tun gehabt habe", so möchte ich demgegenüber nochmals betonen, dass diese anthropomorphe Trompeteridee biologisch ein Unding ist und unvereinbar mit der psychischen und biologischen Veranlagung, die uns im Hummelstaate entgegentritt. Die Suggestionskraft solch alter stets mitgeschleppter Ideen tritt hier m. E. klar zutage. Wenn wirklich ein „Wecken" des Hummelvolkes nötig wäre, so brauchten nicht eine Hummel oder gar mehrere Hummeln erst auf das Dach des Nestes zu steigen und dort $^1/_2$—$^3/_4$ Stunden!! mit den Flügeln zu schlagen und zu summen. Ein kurzer Weckruf im Neste wäre da biologisch verständlicher, bringt doch auch ein kurzer zorniger Ruf einer am Nesteingang belästigten oder angegriffenen Hummel die Nestgenossen in Aufregung. Dasselbe können wir am Flugloch des Bienenstockes konstatieren.

Das Ventilieren dagegen ist augenscheinlich eine Notwendigkeit. Ich konnte es auch bei den Wespen konstatieren. Näheres hierüber gab ich in den „Psychobiologischen Beobachtungen an Ameisen, Bienen und Wespen (19)."

Literaturnachweise.

1. Wagner, W., Psychobiologische Untersuchungen an Hummeln. Erster Teil. Mit 1 Tafel u. 50 Textfiguren. Zoologica. Heft 46[1], 19. Bd., 2. Lief., Stuttgart 1906.
2. Friese u. v. Wagner, Über die Hummeln als Zeugen natürlicher Formenbildung. Zool. Jahrb. Supplem. VII, 1904, p. 551—570.
3. Buttel-Reepen, Die stammesgeschichtliche Entstehung des Bienenstaates

sowie Beiträge zur Lebensweise der solitären und sozialen Bienen (Hummeln, Meliponinen etc.), Leipzig 1903.
4. Buttel-Reepen, *Apistica.* Beiträge zur Systematik, Biologie, sowie zur geschichtlichen und geographischen Verbreitung der Honigbiene (*Apis mellifica* L.), ihrer Varietäten und der übrigen *Apis*-Arten. Mitt. a. d. zool. Samml. d. Mus. f. Naturk. in Berlin, p. 118—201, 1906.
5. Friese, H., Die arktischen Hymenopteren mit Ausschluss der Tenthrediniden. Fauna arctica. Bd. 2, Jena 1902.
6. — Neue oder wenig bekannte Hummeln des Russischen Reiches. Extr. d. l'Ann. Mus. Zool. d. l'Acad. Impér. d. Sc. d. St. Petersburg. T. 9, 1904, St. Petersburg 1905.
7. Ihering, R. v. Biol. Beobachtungen an brasilianischen *Bombus*-Nestern. Allg. Ztschr. f. Entomologie 1903.
8. Buttel-Reepen, Biologische und soziologische Momente aus den Insektenstaaten. C. R. du 6me Congrès internat. d. Zool. Berne 1904, p. 462—479.
9. Forel, Aug., Experiences et remarques critiques sur les sensations des Insectes. Riv. di Sc. Biologiche. Vol. II, 1900. Auch separat im Buchhandel, München, Reinhardt.
10. Buttel-Reepen, Sind die Bienen Reflexmaschinen? Leipzig 1900, S. 68.
11. Hensen, Beobachtung über das Honigsammeln der Bienen. Vereinsblatt d. Schleswig-Holstein. Zentralvereins für Bienenzucht, Nr. 1 u. 2, Kiel 1872.
12. Andreae, Eugen, Inwiefern werden Insekten durch Farbe und Duft der Blumen angezogen? Beiheft z. Bot. Zentralbl. 15. Bd., 3. Heft, 1903.
13. Detto, Carl, Blütenbiologische Untersuchungen. I. u. II. Teil, Flora oder Allg. Ztg. 1905, 94. Bd., 2. u. 3. Heft.
14. Ziegler, H. E., Die Geschwindigkeit der Brieftauben. Jena 1897, auch in Zool. Jahrb., 10. Bd., 1897.
15. Weismann, Aug., Wie sehen die Insekten? Deutsche Rundschau 1895.
16. Lie-Pettersen, O. J., Neue Beiträge zur Biologie der norwegischen Hummeln. Bergen's Museum, Aarborg 1906, Nr. 9, 42 S
17. Bethe, A., Dürfen wir Ameisen und Bienen psychische Qualitäten zuschreiben? Arch. f d. ges. Physiologie, Bd. 70, 1898.
18. Bengtson, S., Studier och Jaktagelser öfver Humlor. Arc. f. Zool. Stockholm. Bd. 1 (nach Lie-Pettersen).
19. Buttel-Reepen, Psychobiologische und biologische Beobachtungen an Ameisen, Bienen und Wespen. Naturwiss. Wochenschr. Nr. 30, 1907.

Universelle und spezialisierte Kaubewegungen bei Säugetieren.

Von Dr. Wilhelm Lubosch,
a.-o. Professor an der Universität Jena.

Die nachfolgende Betrachtung hat als vornehmsten Zweck denjenigen, am Beispiele des Squamoso-Dentalgelenks und hauptsächlich auch für dieses Gelenk nachzuweisen, dass man die „Entwickelung" eines Organes wenn nicht ausschließlich, so doch vorzugsweise durch das Studium der Stammesgeschichte begreifen kann. – – Da es keine Entwickelung — weder Differenzierung, noch Neugestaltung -- gibt ohne gleichzeitige Modifikation der Funktion, sei es in weitergehender Arbeitsteilung, sei es im Neuerwerb von Leistungen; da eine Trennung anatomischer und funktioneller Verhältnisse für

jeden Denkenden unmöglich ist: so erscheint gerade bei der Erforschung eines Problems, wie es das Kiefergelenk der Säugetiere umfasst, der Gegensatz zwischen den Leistungen phylogenetischer und ontogenetischer Untersuchungen besonders scharf. Denn wer jedes ontogenetische Stadium in der Entwickelung des Kiefergelenkes, z. B. des Kaninchens oder der Maus, auf ein phyletisches Stadium bezieht, kann unmöglich hiermit Vorstellungen irgendwelcher Funktion solcher Zustände verbinden, es sei denn, dass er sie sich in seiner Phantasie ersinnt. Denn diese ontogenetischen Zustände funktionieren nicht; sie treten durch Vererbung in der Embryologie des Tieres auf. Wir sollen aber gerade aus dem Studium erwachsener, lebender Formen uns unsere Vorstellungen über die Funktion von Organen bilden. In dem großen Werden des Säugetierstammes nimmt jedes Kiefergelenk eine bestimmte, kausal durch vererbte und angepasste Zustände motivierte Stellung ein, sei es als Ausgang, sei es als Ende, sei es mitten im Innern einer der speziellen vielfachen Entwickelungsrichtungen. Dieses Gelenk, das bei jeder Legion, Ordnung und Familie der Säugetiere in inniger, aber spezifisch verschiedener Beziehung zum Gehörorgan, zum Gaumen, zum Pharynx, vor allem zum Gebiss steht, bietet bei vergleichender Zusammenfassung aller einzelnen Befunde eine langsame, überaus komplizierte, aber deutliche und konsequente Veränderung dar, die sich uns schließlich zur phyletischen Entwickelungsreihe gestaltet. Ein Parallelismus zwischen d i e s e r Entwickelungsreihe und der jeweiligen ontogenetischen, eine Wiederkehr aller Momente, die stammesgeschichtlich die Bildung des Gelenkes beeinflusst haben in der individuellen Embryonalentwickelung desselben Gelenkes ist um so unwahrscheinlicher, als es schließlich bei der Ontogenese nur immer darauf hinauskommt, einen G e l e n k s p a l t entstehen zu lassen, um einen histogenetischen Vorgang also, der zwar an demselben Gewebsmaterial sich abspielt, das seit jeher das Gelenk der Säugetiere gebildet hat, der aber dies Material keineswegs in der stammesgeschichtlichen, durch die Funktion erzwungenen Gesetzmäßigkeit verwendet, sondern nach einer anderen, im Embryo selbst waltenden Gesetzmäßigkeit.

Man hat seit langer Zeit im Kiefergelenk nur die eine — allerdings die allerwichtigste Frage — enthalten gefunden, ob es sich aus dem Gelenk der Amphibien oder Reptilien direkt entwickelt habe, oder ob es eine Neubildung darstelle. Man hat völlig übersehen, dass, ehe wir diese Frage, von der die Beurteilung der Abstammung der Säugetiere mit abhängt, entscheiden wollen, zunächst untersucht werden muss, ob nicht innerhalb der Säugetiere selbst bereits eine Entwickelung des Gelenkes vorliegt. Man hat es als gleichgültig angesehen, welches Gelenk man als Anknüpfung an hypothetische ältere Zustände benützt, während es doch in allererster Linie not-

wendig ist, festzustellen, wie die Kiefergelenke der einzelnen Säugetiere zueinander stehen, und worin, oder wo wir primitive Merkmale erkennen können. Kein Hilfsmittel kann uns gleichgültig sein, wenn es uns methodisch brauchbar erscheint; und so schien mir auch die Untersuchung der Kautätigkeit lebender Tiere als eine förderliche Methode für unsere Aufgabe.

Wenn ich ihre Ergebnisse hier mitteile, so geschieht es weniger, um an dieser Stelle gründliche Belege für eine bestimmte Auffassung der Genese des Säugetiergelenkes zu geben, als vielmehr in der Meinung, dass diese Ergebnisse auch losgelöst von dem größeren Zwecke, dem sie dienen, biologisch viel Wertvolles enthalten. Schon als Zweck an und für sich ist die Beobachtung des Kauaktes bei Tieren fesselnd. Sind doch Liebesspiel und Nahrungsaufnahme die beiden Funktionen im Leben des Tieres, in deren Dienst einzig und allein sein gesamtes Erkenntnisvermögen steht. Sie aufmerksam zu verfolgen, gewährt nicht nur immer neuen Genuss, sondern auch Einblicke in die Psyche der Tiere: Gier und träge Ruhe, Stumpfsinn und Sagazität, Plumpheit und Geschmeidigkeit, Unbeholfenheit und Geschicklichkeit offenbaren sich uns in stets neuen Kombinationen. Das jeder Verstellung unfähige Tier offenbart sein geheimstes Wesen, wenn es sich der Befriedigung seines Hungers hingibt.

Es soll aber trotzdem wenigstens in großen Zügen auch eine theoretische Verwertung der Ergebnisse gegeben werden. Möge die nachfolgende kleine Betrachtung dadurch zu weiteren Mitteilungen über diese Fragen anregen, indem sie zeigt, in welchem Sinne scheinbar auch nebensächliche Beobachtungen verwertbar sind. Es werden nachstehend vor allem die Marsupialier, einige Edentaten und die Ungulaten berücksichtigt werden. Einige Angaben über das Kauen der Bären sollen dabei gleichzeitig ihre Erwähnung finden. Schauplatz der Beobachtungen war während der letzten Ferienzeiten der Zoologische Garten in Berlin, dessen Direktor Herr Prof. Dr. Heck nebst seinem Vertreter, Herrn Dr. Heinroth meine Studien freundlich gefördert hat. Ich will nicht verfehlen, beiden Herren meinen besten Dank dafür auszusprechen.

Bevor ich aber zu den Mitteilungen übergehe, soll eine kurze Erläuterung des Begriffes „kauen" selbst vorangestellt werden.

I.

Man meint, dass das „Kauen" eine den Säugetieren eigentümliche Art der Nahrungszerkleinerung sei. Hierfür hat sich Gegenbaur[1]),

1) Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, mit Berücksichtigung der Wirbellosen. Bd. II (1901), p. 64 (Hauptbelegstelle).

in jüngster Zeit Fürbringer[1]) und später Fuchs[2]) ausgesprochen. Nur bei den Säugetieren soll es zu einer besonderen Zerkleinerung der Nahrung in der Mundhöhle kommen, während die übrigen Gnathostomen die Beute, so wie sie sie in die Mundhöhle hineinbringen, auch verschlingen. Zahlreiche Einrichtungen in der Mundhöhle der Säuger erfahren von dieser Tätigkeit ihre funktionelle Erklärung. So hat Goeppert die Bildung des sekundären Gaumens aus der Funktion des Zungenrückens verständlich gemacht[3]). Vor allem aber ist die Bildung der beweglichen Wangen die Voraussetzung jener wichtigen Sonderung der Zahnreihen in die hintere Region der zermalmenden und die vordere Region der schneidenden Zähne (Gegenbaur l. c. p. 73) — ganz gleich, wie man sich die Entstehung dieser komplizierten, korrelativen Anpassungen vorstellen mag.

Wenn nun so im allgemeinen der Bau der Organe des Cavum oris jene Vermutung, dass nur die Säugetiere kauen, rechtfertigt, so ist ein Beweis bisher noch nicht geliefert worden, dass ähnliche Bewegungen nicht auch bei anderen Gnathostomen vorkämen. So legt z. B. die Gaumenbildung bei Schildkröten und Krokodilen den Gedanken nahe, dass hier ähnliches wie bei Säugetieren stattfinde. Andererseits gibt es bei Säugetieren Bewegungen, die nur zur allerprimitivsten Zerkleinerung der Nahrung führen, z. B. bei gewissen fleischfressenden Marsupialiern, bei denen allerdings eine Differenzierung der Zahnreihen vorliegt, der Gebrauch der Backenzähne indes durchaus an den erinnert, den z. B. das Krokodil von seinem Gebisse macht. Nicht die Bewegung im ganzen also, sondern irgendeine Phase dieser Bewegung muss als für die Säugetiere charakteristisch betrachtet werden, und es leuchtet ein, dass wir in erster Linie die „Greifbewegung“ aus der gesamten Kautätigkeit aussondern müssen. Charakteristisch für die einfache Greifbewegung ist nun der ausschließliche Gebrauch des Kiefergelenkes als Scharnier. Dies ist die einzige Bewegung des Kiefergelenkes aller Gnathostomen außer den Säugetieren; aber auch bei den Säugetieren sehen wir die Scharnierbewegung bei allen Ordnungen auftreten, und zwar stets da, wo es sich um das Erfassen der Nahrung handelt. Alle Säugetiere verhalten sich hierin gleich, ob karnivor, ob herbivor, ob omnivor — gleichgültig, ob die

---

1) Zur Frage der Abstammung der Säugetiere. Festschr. f. Häckel, Jena. Gustav Fischer (Jenaer Denkschriften Bd. XI), **1904**, p. 603.

2) Bemerkungen über die Herkunft und Entwickelung der Gehörknöchelchen bei Kaninchenembryonen (nebst Bemerkungen über die Entwickelung des Knorpelskelettes der beiden ersten Visceralbogen), Arch. f. Anatomie u. Physiologie, Anatomische Abteilung, Supplement **1905**, p. 167.

3) Goeppert. Die Bedeutung der Zunge für den sekundären Gaumen und den Ductus naso-pharyngeus. Morpholog. Jahrb. Bd. 31, **1903**, p. 311.

Schneidezähne in größerer Reihe eine scharfe Kante bilden, ob die Oberlippe das Gras abrupfen hilft, oder ob zwei nagende Zähne die Baumrinde abschälen, gleichgültig, ob Poltophagen oder Psomophagen (Gegenbaur l. c. p. 90). Man könnte hierin einen primitiveren Zug in der Anordnung und im Gebrauche des Gebisses erblicken, so wie ja auch die Incisivi und Canini durch ihren Bau den konischen Zähnen der Reptilien näher verwandt sind, als die vielwurzeligen und vielspitzigen Mahlzähne.

Hingegen liefern die Bewegungen der Backenzähne bei Säugern eine Eigentümlichkeit, die, wie man aus der Stellung der Zahnreihen des Ober- und Unterkiefers zu entnehmen imstande ist, nur den Säugetieren zukommen kann, das ist das Gleiten der Kronen aufeinander während längerer oder kürzerer Zeitdauer. Um diese Bewegungen zu ermöglichen, muss das Kiefergelenk also so eingerichtet sein, dass es nicht zerrissen wird, wenn die Zahnkronen in irgendeiner Richtung gegeneinander gleiten. Ja sogar vor dem Auftreten der Bezahnung ist es die Saugbewegung der Beuteljungen, die eine solche Einrichtung des Kiefergelenkes voraussetzt, so dass Fürbringer die stammesgeschichtliche Entstehung des Squamosodentalgelenkes geradezu auf die Saugetätigkeit zurückführt[1]). So ist es klar, dass das Kiefergelenk der Säugetiere neben der Scharnierbewegung, die ihm unter allen Umständen zukommt, noch anderer Bewegungen fähig sein muss; es ist, nach einem Ausdrucke Tornier's[2] u. [3]) ein universelles Gelenk gegenüber dem Kiefergelenk der übrigen Gnathostomen, das ein spezialisiertes Gelenk („monofunktionelles" nach Tornier) ist. Auch diese physiologischen Gesichtspunkte müssen für die Vergleichung des Kiefergelenkes bei Säugetieren und Sauropsiden, Amphibien und Fischen maßgebend sein, da man sich vor die Frage gestellt sieht, ob ein universelles Gelenk aus einem bereits spezialisierten entstehen kann, wie es ja der Fall sein müsste, wenn das Gelenk bei allen Gnathostomen eine homologe Bildung wäre. Das Gegenteil, die Entstehung spezialisierter Gelenke aus universellen ist, wie Tornier gezeigt hat, sonst die Regel. Nach diesem Forscher bilden den Ausgang stets „universelle" Gelenke mit „latenter" Funktion. Aus solchen universellen Gelenken entwickeln sich dann Reihen, deren Enden „monofunktionell" sind. So müsste diese allgemeine Erfahrung gerade hier, bei der Entstehung des Säugetierkiefergelenkes eine bemerkenswerte Ausnahme erlitten haben, wofern wir es als

1) l. c. p. 603. (Vgl. auch meine Abhandlung über das Kiefergelenk der Monotremen. Jen. Ztschr. Bd. 41, **1906**, p. 602, Anm. 15.)

2) Das Entstehen der Gelenkformen. Verhandl. d. anatom. Gesellschaft zu Straßburg **1894**.

3) Das Entstehen der Gelenkformen. Archiv für Entwickelungsmechanik, Bd. 1, **1894**.

Homologie des Quadratoarticulargelenkes ansehen. Innerhalb des Säugetierstammes aber müsste die Tornier'sche Auffassung dann wieder zu Recht bestehen: denn es gibt eine große Anzahl von Säugern, bei denen sekundär wiederum die Scharnierbewegung vornehmlich herrschend geworden ist.

Durch diese Überlegungen gewinnen die Beobachtungen des Kauaktes mehr Wert, als wenn man sie zu rein beschreibenden Zwecken anstellt. Denn darum handelt es sich nun, festzustellen, ob wir bei einzelnen Ordnungen ein Fortschreiten von universellen zu speziellen Bewegungen erkennen können, ferner ob wir über die Art der primitiveren, am meisten universellen Bewegungen etwas auszusagen vermögen. Soweit ich bis jetzt urteilen kann, sind die drei großartigen Spezialisierungen des Kauaktes, nämlich die bei Carnivoren, Ungulaten und Nagern, aus solchen, universellen Bewegungen herleitbar, die wir noch heute bei gewissen Ordnungen und Familien deutlich antreffen können.

II.

Die bei der nun folgenden spezielleren Beschreibung zuerst berücksichtigten Marsupialier liefern einen indirekten Beweis für das eben Gesagte. Wir finden unter ihnen Tiere, die ihr Gebiss gebrauchen, wie plazentale Carnivoren; — ferner solche, die kauen wie die Wiederkäuer; — andere erinnern an das Kauen von Lemuriden und Pavianen; — andere endlich führen Bewegungen aus, die denen von Nagetieren ähnlich sind. Wir können nicht sagen, dass die Ordnungen der sogenannten Plazentaltiere, die jene spezielle Kautätigkeit zeigen, etwa Abkömmlinge jener Beuteltierfamilien seien; selbst eine polyphyletische Entstehung der höheren Säugetiere und eine mehrmalige Genese einer Plazenta angenommen — können wir doch die lebenden Marsupialier mit ihren speziellen Anpassungen nicht als Ausgangspunkte der höheren Säugetiere auffassen.

Vielmehr liegt die eigentümliche Tatsache vor, dass innerhalb des Beuteltierstammes sich die Kautätigkeit in dieselben Spezialbewegungen zerlegt hat, wie später noch einmal bei dem großen Phylum der plazentalen Säugetiere. Wenn uns für die Plazentaltiere zweifelhaft sein könnte, dass es sich um einseitige Spezialisierungen der Kautätigkeit, ausgehend von einer älteren universellen Bewegung handle, so ist dies für die Marsupialier nicht zweifelhaft; denn hier weist uns die Paläontologie und vergleichende Anatomie auf eine ursprünglichere Form frugivorer, fakultativ insektivorer Tiere hin.

Es sollen von den Marsupialiern zunächst die fleischfressenden Familien der *Dasyuridae* und *Didelphyidae* Beschreibung finden. Die wesentlichsten Charaktere im Kaugeschäft dieser Tiere finden

wir bei dem größten Vertreter dieser Familie vereinigt: dem Beutelwolf, *Thylacinus*. Dieses Raubtier, in einem Käfighaus mit den echten plazentalen Raubtieren vereinigt, zeigt gerade dadurch die Kontraste zwischen sich selbst und den anderen Carnivoren aufs deutlichste. Am meisten wird der Beschauer durch die vollendete Teilnahmlosigkeit dieses Tieres in Erstaunen versetzt, aus der es selbst Hunger und Gier nicht aufscheuchen. Wenn bei den Vorbereitungen zur Fütterung das Geheul der Feliden weithin vernehmlich ertönt, bringt es der Beutelwolf höchstens zu einem etwas lebhaften Tempo im Umkreisen seines Käfigs. Wird ihm sein Futter vorgeworfen, so legt er sich nicht, wie Hunde, Wölfe und Katzen zum Fraße nieder, sondern bleibt aufrecht stehen. Die Pfoten werden weder zum Zuschieben, noch zum Festhalten der Nahrung verwendet; hin und wieder tritt der Vorderfuß wie in vergeblichem Bemühen, auf die Fleischstücke. Das Tier sucht zunächst die kleinen Stücke, die es des Abbeißens überheben. Diese fasst es mit den Schneidezähnen und wirft sie nach hinten in den Rachen. Schwieriger ist das Zerkleinern größerer Stücke, z. B. mehrerer aneinanderhängender Rippen zu einem mundgerechten Bissen, das ohne Hilfe der Extremitäten nur mit den Zähnen, also sehr unbeholfen, erfolgt. Das Tier benutzt hierzu die Reihe der Prämolares und Molares einer Seite, die es nach Art einer Schere verwendet.

Das Kauen selbst bietet mehrere Eigentümlichkeiten. Hier finden wir die vorher erwähnte, ganz primitive Art der Kieferbewegung. Sie ist ausgezeichnet durch ganz geringen Gebrauch der Zunge und der übrigens kaum vorhandenen Wangen. Das „Kauen“ besteht in einem andauernden senkrechten Aufeinanderklappen der Kiefer. Seitliche Verschiebungen sind nur in ganz geringem Grade wahrzunehmen, insofern nämlich gelegentlich die Eckzähne derselben Seite aufeinander prallen. In Wirklichkeit werden wohl Verschiebungen so weit stattfinden, dass die innerhalb der Zähne des Oberkiefers eingefassten Zähne des Unterkiefers nach rechts und links Spitze gegen Spitze treten können; doch dies lässt sich am lebenden Tier nicht feststellen. Da das Tier keine weiteren Hilfsmittel als nur seine Zähne hat, so dauert das Kauen ziemlich lange. Oft lässt das Tier den halb zerkauten Bissen fallen, wie um den ermüdeten Kiefermuskeln Ruhe zu gewähren, läuft im Käfig umher und setzt dann den Fressakt fort. Auch andere Zwischenfälle treten ein: ist der Bissen zu groß, so kaut der Beutelwolf rechts und links das aus dem Maul Hängende durch und lässt es fallen, während sonst die Raubtiere durch geschickten Gebrauch des Unterkiefers, der Zunge und der Lippen dieses oft drohende Ereignis zu vermeiden wissen. Alles in allem bietet der Beutelwolf ein Bild außerordentlich hoher Ungeschicklichkeit und ge-

ringer tierischer Intelligenz dar, worin sich für unser Empfinden die primitive Einrichtung seiner Kauapparate ausprägt.

Alle anderen fleischfressenden Beuteltiere übertreffen *Thylacinus* in Geschicklichkeit. Allen voran *Sacrophilus*, der Beutelteufel, der ebenso wie *Dasyurus* und die verschiedenen Beutelratten sich zum Fressen niederlegt, die Beute mit den Vorderpfoten festhält und geschickt im Abbeißen und Zerkleinern ist. Besonders zierlich und geschickt kauen die *Peramelidae*. Sie halten selbst Semmelstücke mit den Pfoten fest, während sie abbeißen. Die mundgerechten Bissen werfen sie durch schleudernde Bewegungen des Kopfes nach hinten in das Spatium intermolare. Die Kaubewegungen sind bei *Perameles* sehr schnelle, bei den *Didelphyidae* und *Dasyuridae* gemächlichere Scharnierbewegungen mit seitlichen Exkursionen.

Ein ganz anderes Bild des Kauens bieten die *Macropodidae*. Das Känguruh schneidet den ihm gebotenen Bissen (Äpfel, Rüben, Zwieback, Eicheln) mit den Vorderzähnen ab. Die so merkwürdige, von Bartlett und Murie[1]) beschriebene Erscheinung, dass das Känguruh die beiden Hälften des Unterkiefers selbständig gegeneinanderbewegt und durch die scharfen inneren Ränder seiner unteren Incisivi Halme und Gräser zerschneidet, habe ich aus der Literatur erst später kennen gelernt und zur Zeit meiner Beobachtungen nicht darauf geachtet; später darauf aufmerksam geworden, versuchte ich vergeblich, sie zu sehen. Die Autoren selbst geben an, dass es nur sehr schwer und selten gelinge, die Bewegung der Schneidezähne zu beobachten, da die Lippen des Tieres die Bezahnung verhüllten. Beim Abbeißen gröberer Stücke halten die Pfoten das Futter; das Stück wird mit den Lippen erfasst, der Bissen abgeschnitten und unter Beihilfe der Zunge von der engen Mundspalte aus gegen die Mahlzähne geschoben. Die erste gröbere Zerkleinerung erfolgt durch Scharnierbewegungen. Hingegen treten bei der feineren Zermalmung sehr charakteristische Bewegungen auf, die lebhaft an gewisse Phasen beim Kauen der Lamas erinnern. Es wird nämlich der Unterkiefer von hinten nach vorn geschoben, aber abwechselnd dazwischen auch von hinten nach rechts oder nach links außen. Neben dem lebhaften Spiel der Wangen kann diese seitliche Exkursion jederzeit leicht gesehen werden. Man kann sie auch fühlen, wenn man die Hand auf die Schläfe des Tieres auflegt.

Eine dritte Art der Kaubewegung zeigen die *Phalangeridae*, von denen ich *Petaurus* und *Phalangista* in einigen Arten beobachten konnte. Der Beutelfuchs hält den Bissen, wie ein Kaninchen kauernd, zwischen den Vorderpfoten fest. Das Abbeißen erfolgt mit den Incisivis. Die Zerkleinerung findet unter starker Beteiligung

1) Proc. Zool. Society London 1886, p. 28 ff.

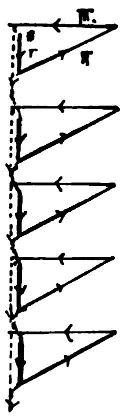
der Zunge durch Scharnierbewegungen statt, bei denen der Unterkiefer gleichzeitig kreisende Bewegungen macht. Besonders deutlich sind diese Mahlbewegungen bei *Petaurus*, wo sie schnell und hastig erfolgen und lebhaft an das Kauen eines kleinen Äffchens erinnern, wie überhaupt die ganze Haltung dieser Tiere, wenn sie auf einem Aste sitzen und einen Apfel oder eine Nuss vor sich in den Pfoten halten, zu solchen Vergleichen führt.

Bei den Marsupialiern haben wir mehrere scharf voneinander unterschiedene Typen der Kautätigkeit kennen gelernt und sind zunächst im Unklaren über den gemeinsamen Ausgangspunkt dieser Typen. Das Gegenteil davon finden wir nun im Stamme der Huftiere: Eine im großen und ganzen einheitliche Form der Bewegung, daneben aber gerade das, was bei den Marsupialiern fehlte, nämlich bei gewissen Familien eigentümliche Modifikationen der Ungulatenbewegung, in denen wir die spezifische Wiederkäuerbewegung nur verhüllt und vermischt mit anderen, allgemeineren Bewegungen finden.

Wenden wir uns zunächst der Wiederkäuerbewegung im eigentlichen Sinne zu, wie sie uns unsere Haustiere zeigen. Als typisches Beispiel mag die Giraffe gelten, die in zwei Exemplaren zur Beobachtung gelangte. Die Giraffe bewegt ihren Unterkiefer deutlich und mit größter Exaktheit in einer dreizeitigen Bewegung. (Vgl. Textfigur 1 a.) Die drei durch diese Bewegung beschriebenen Linien bilden die Seiten eines rechtwinkeligen Dreiecks. Die Bewegung *I* öffnet den Mund; *II* führt den Unterkiefer in der Diagonale von rechts unten nach links oben bis unter das Auge des Tieres. Diese beiden Bewegungen können als „Vorbereitungsbewegung" zusammengefasst werden. Die „Hauptbewegung" *III* führt jetzt mit schlagartiger Wucht die Zähne des Unterkiefers an denen des Oberkiefers vorbei, bis beide Zahnreihen in Schlusstellung stehen. Niemals wird die Hauptbewegung, etwa wie *II*, über die Zahnreihe des Oberkiefers nach außen geführt. Von dieser Grundform kommen nun sehr zahlreiche Abweichungen vor. Indem die Richtung der drei erwähnten Bewegungen, die Ausdehnung jeder einzelnen, ihre Abgrenzung gegeneinander wechselt, indem Tempo und Rhythmus sich ändern und indem der Wechsel zwischen den beiderseitigen Bewegungen sich verschieden gestaltet, kommen fast ebensoviel Formen der Bewegung zustande wie es Arten, ja vielleicht Individuen unter den Wiederkäuern gibt. Wir sehen die so merkwürdige Erscheinung, dass eine spezialisierte Bewegung, als welche man gewöhnlich die Wiederkäuerbewegung schildert, wieder in hoher Mannigfaltigkeit auftritt. Gemeinsam ist allen Wiederkäuern nur die Zusammensetzung der Bewegung aus Vorbereitungs- und Hauptbewegung — sowie der streng taktmäßige Rhythmus, mit dem jedes Individuum seine Be-

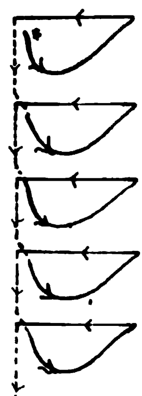
wegung vollendet. Niemals kommt eine willkürliche Zwischenbewegung hinein, wie wir sie etwa bei Affen finden, wenn eine Nusschale oder ein Stück Holz Widerstand leistet und das Tier ärgerlich darauf losbeisst. Es handelt sich bei den Ruminantiern

Fig. 1.



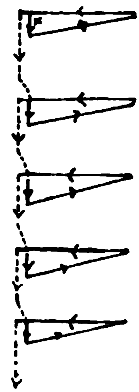
Giraffe.

Fig. 2.



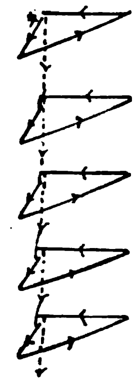
Bibos sondaicus.

Fig. 3.



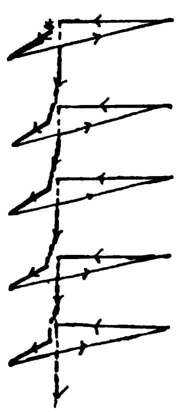
Anoa depressicornis.

Fig. 4.



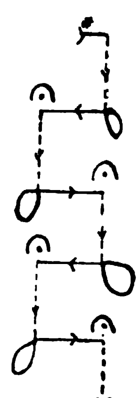
Elenantilope.

Fig. 5.



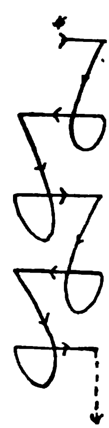
Zahmer Büffel.

Fig. 6.



Alpaca.

Fig. 7.



Dromedar.

Dargestellt ist die Bewegung, die der Mittelpunkt der Zahnreihe des Unterkiefers, zwischen den mittleren Incisivis beschreibt, wobei die aufeinanderfolgenden Bewegungen hier untereinander gezeichnet sind.

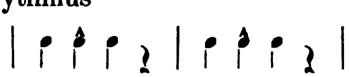
um uralte, spezialisierte Bewegungen, die, man möchte beinahe sagen, reflektorisch erfolgen, innerviert in stark ausgefahrenen Assoziationsbahnen. Steht man vor einem Gehege, in dem Wiederkäuer sich zum Fressen niedergelegt haben, so hat man oft den Eindruck von sich bewegenden Automaten.

Dennoch ist jeder „Automat“ vom anderen verschieden. Die nebenstehenden sieben Schemata sollen die wesentlichen Differenzen zeigen, die durch Richtung, Ausdehnung und Abgrenzung der drei Bewegungen herbeigeführt werden. Was die Richtung anlangt, so sieht man, dass die Elenantilope und in stärkerem Maße der Büffel, die erste Bewegung nach seitwärts ausführen, wie um hiermit stärkeren Schwung für die zweite Bewegung zu gewinnen. Fast alle Cavicornier und viele Cerviden holen derartig nach der Seite aus; auch das *Alpaca* und *Lama.* Die Weite der öffnenden Scharnierbewegung (*I*) ist verschieden groß. Auffällig klein ist sie bei *Anoa depressicornis*; auffällig groß bei Kamel und Dromedar. Es scheint, dass die Ausdehnung der zweiten Vorbereitungsbewegung hiervon abhängig ist. Offenbar ist für die Hauptbewegung eine stärkere lebendige Kraft nötig. Wird der Kiefer nur wenig geöffnet, so tritt er weiter nach lateral (*Anoa*); wird weit geöffnet, so genügt die hierdurch gegebene Entfernung der Zahnreihen und die Verschiebung nach lateral ist gering. Letzteres habe ich beim Renntier sehr auffällig gefunden. — Eine weitere Unterscheidung liefert die Abgrenzung der drei Bewegungen gegeneinander. Deutlich gegeneinander abgesetzt sind sie bei der Giraffe, bei Anoa, Hippotragus, Damaliscus, bei der Rappenantilope, Elenantilope, bei vielen Rindern und Hirschen. Die beiden ersten Bewegungen verschmelzen zu einer im Bogen geführten Vorbereitungsbewegung bei Bibos sondaicus, Schirrantilope, Säbelantilope, Oryx calotis u. a. Alle drei Bewegungen fließen zusammen beim Kamel, Dromedar und Alpaca. Auch im Tempo und vor allem im Rhythmus kommt es zu scharfen Unterscheidungen. Bei Bibos z. B. erfolgt die Bewegung taktmäßig, etwa jede Sekunde eine vollständige Kette der drei Bewegungen; beim Alpaca erfolgen die Bewegungen ruckweise, mit langen Pausen. Besonders ist es nun der Rhythmus, der die Kaubewegung der Wiederkäuer charakteristisch gestaltet. Bei ein und demselben Tier kommt indes niemals die geringste Abweichung innerhalb des gegebenen Rhythmus vor.

Der regelmäßige Rhythmus, wie er sich bei der Giraffe, Bibos sondaicus, Zebu, vielen Rindern und Hirschen findet, ist

 u. s. w.

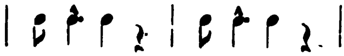
Dagegen kaut z. B. die Elenantilope und der zahme Büffel nach folgendem Rhythmus



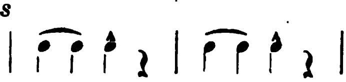
und *Bibos gaurus*



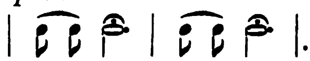
Die accentuierten Bewegungen werden kräftiger ausgeführt und werden an ihrem Ende durch einen kleinen Halt gedehnt. Stärkere Verschiebung im Rhythmus zeigt *Anoa depressicornis.*



Cervus caschmirianus



und ganz besonders *Alpaca*



Diese Beispiele mögen anstelle vieler einzelner genügen, da sie zeigen, worauf es ankommt. Es ist schließlich noch zu bemerken, dass alle Wiederkäuer beide Seiten des Gebisses gleichmäßig benützen, allerdings in verschiedener Einteilung. Regelmäßig alternierend kauten zwei Dromedare. Ein *Camelus bactriacus* kaute gelegentlich alternierend, zu anderen Zeiten aber auch nicht. Alternierend kaute auch das *Alpaca.* Die Giraffe kaute etwa 14–20mal rechts, dann wurde gewechselt, ohne dass die Anzahl beim jedesmaligen Wechseln gleich war. Nach längerer Beobachtung glich sich indes diese Ungleichheit zu einer Gleichheit für beide Seiten aus. Viele Cavicornier benutzen beim Wiederkäuen eine Seite so lange, bis der Bissen hinuntergeschluckt ist. Beim nächsten Bissen, der aus dem Magen emporkommt, wird dann häufig mit der nächsten Seite begonnen, doch besteht eine Regelmäßigkeit hierbei nicht.

Die im System der Artiodactyla den eigentlichen Ruminantiern am nächsten stehenden Flusspferde und Schweine zeigen eine Seitenbewegung des Kiefers nur in ganz geringem Maße; die anteroposteriore Bewegung herrscht hier vor und bietet wenig Charakteristisches dar[1]).

(Schluss folgt.)

---

1) Nicht unterlassen aber möchte ich es, hierbei eine kurze Schilderung der Art und Weise folgen zu lassen, in der das Flusspferd seine Nahrung zu sich nimmt. Ein großes männliches Tier empfängt einen Haufen von Rüben, Kartoffelschalen, Kleie und Reis, der in der Mitte des Käfigs aufgehäuft auf den Boden geschüttet wird. Das Tier, das seine mächtigen, breiten, fast zu Schneiden verhornten Lippen in der Freiheit zum Abreißen derber Gräser benutzt, weiß dieser Gefangenenkost gegenüber nichts damit zu beginnen. So schnappt es denn mit den Lippen vom Boden, soviel es fassen kann, während ihm bei jedem Zufassen das vorher Ergriffene wieder entfällt. Mit jedem Zuschnappen füllt es das Maul mehr, bis es schließlich den Kopf emporreckt, die Unterseite des Unterkiefers gegen eine Mauerwand des Käfigs lehnt und mit Schluckbewegungen den ganzen Inhalt der Mundhöhle in den Ösophagus fallen lässt. Das Tier verfährt hierbei mit solchem Geschick, dass es schließlich die kleinsten Reste vom Boden zu sich genommen hat. Dieses Beispiel schien mir sehr bedeutsam für die Fähigkeit der Tiere, sich ganz heterogener Nahrung anzupassen.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der kgl. bayer. Hof- u. Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik — Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark. Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

XXVII. Bd. 1. Oktober 1907. № 20.

Das „Gedächtnis" der Keimzelle und die Vererbung erworbener Eigenschaften.

Von Hermann Kranichfeld, Konsistorialpräsident a. D.

Der Gedanke, dass wir in den Vorgängen der Erinnerung ein Bild der Vererbung haben, begegnet uns vielfach in der biologischen Literatur des vorigen Jahrhunderts. Gewisse Beziehungen zwischen beiden Erscheinungen drängten sich dem Naturforscher, der sich mit dem Vererbungsproblem beschäftigte, von selbst auf. Doch bleibt die Bezeichnung der Vererbung „als Gedächtnis der Gattung" bei den älteren Biologen eine bloße Metapher. Erst Ewald Hering fasste in seiner 1870 in der Wiener Akademie der Wissenschaften gehaltenen Rede „Über das Gedächtnis als allgemeine Funktion der organisierten Materie" diese Beziehung als wahre Analogie auf[1]). In neuester Zeit hat dann Rich. Semon den von Hering eingeschlagenen Gedankengang weiter verfolgt[2]). Der Antrieb zu diesen Untersuchungen lag für beide wohl vor allem in der Hoffnung, dass sich auf diesem Wege eine Lösung der für die Entwickelungs-

1) Ewald Hering, Über das Gedächtnis als eine allgemeine Funktion der organisierten Materie. 2. Aufl. 1876.

2) Richard Semon, Die Mneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens. Leipzig 1904.

theorie so wichtigen Frage finden lassen werde, wie etwa eine Vererbung erworbener Eigenschaften zu denken sei. In der Tat würden wir dann, wenn die von Hering-Semon gewonnene Auffassung richtig wäre, zu einer annehmbaren Theorie der Vererbung somatogener Abänderungen gelangen.

Leider kann sie aber der Kritik nicht standhalten. Die Grundlage, über welcher sich die Hering-Semon'schen Konstruktionen erheben, bilden die angeblichen Tatsachen einer Vererbung erworbener Eigenschaften. Weismann[1]) hat nun die von Semon angeführten, zum Teil schon vorher bekannten einzelnen Fälle noch einmal eingehend erörtert und ist zu dem Resultat gekommen, „dass nicht ein einziger stichhaltig ist." Es ist daher zuächst der der Theorie zugrunde liegende Tatbestand wenigstens als zweifelhaft anzusehen. Dann aber ist weiter die Zulässigkeit sowohl des von Semon bei seiner Untersuchung angewandten methodologischen Prinzips, wie die der verschiedenen von ihm nach demselben aufgestellten Sätze beanstandet worden[2]).

Da Semon die von der Kritik erhobenen Einwände nur zum Teil zu entkräften vermochte und vor allem die prinzipielle Frage unerledigt gelassen hat[3]), entspricht die von verschiedenen Forschern vertretene Ansicht, dass die Semon'sche „Mneme" die Schwierigkeiten, welche die Hering'sche Analogie bietet, gehoben und die Vererbung erworbener Eigenschaften sowohl als Tatsache, wie als Theorie erwiesen habe, nicht dem Stand der Untersuchung. Eine weitere kritische Prüfung der Semon'schen Auffassung scheint mir im Gegenteil zur Beanstandung des Hering'schen Grundgedankens selbst führen zu müssen.

Semon ist zweifellos über Hering hinausgegangen. Es ist ihm gelungen, eine Methode ausfindig zu machen, welche die Möglichkeit bietet, die Frage, ob eine Analogie zwischen Erinnerung und Vererbung vorhanden ist, auf dem Wege exakter Untersuchung in Angriff zu nehmen; er hat ferner in seiner Engrammtheorie eine Hypothese aufgestellt, mit deren Hilfe man sich den gleichen Ablauf der physischen Vorgänge der Erinnerung und der Vererbung bis zu einem gewissen Grade vorstellig machen kann. Es ist so der Hering'sche Gedanke von ihm zu einer wirklichen, „fein durchdachten" Theorie ausgestaltet worden; und sie ist die einzige, wenigstens bis jetzt bekannte Form, in welcher sich derselbe event. noch durchführen lassen würde. Wenn sich nun aber die Hauptvoraussetzungen auch dieser Theorie, wie ich glaube

1) A. Weismann, Richard Semon's „Mneme" und die Vererbung erworbener Eigenschaften. Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiologie, 3. Jahrg., S. 1.

2) J. Rosenthal, Biol. Centralbl. 1905, S. 388. — Semi Meyer, Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiologie 1906, S. 629ff.

3) R. Semon, Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiologie 1907.

zeigen zu können, als unhaltbar herausstellen, dann muss damit zugleich die Zulässigkeit der ganzen Analogie zweifelhaft werden. Zur Klarlegung des innigen Zusammenhanges der Hering'schen und der Semon'schen Auffassung wird es sich empfehlen, zunächst eine kurze Darstellung des Hering'schen Gedankens zu geben, wie letzterer ihn in seiner oben zitierten Rede ausgeführt hat.

Hering selbst verkannte nicht die Schwierigkeit der Analogie, die darin liegt, dass Erinnerung und Vererbung ganz verschiedenen Gebieten angehören; die eine dem der psychischen, die andere dem der physischen Erscheinungen. Er hebt ausdrücklich hervor, dass der, welcher den Kausalnexus auf dem einen Gebiet nachgeht, dabei so wenig auf das andere Gebiet übertreten darf, wie der Führer einer Karawane daran denken kann, von dem Weg in der Wüste abzulenken und Rast in der von der Fata morgana ihm vorgespiegelten Oase zu halten. Glied im Kausalnexus des psychischen Geschehens kann auch nach ihm nur eine psychische Erscheinung, Glied im Kausalnexus des physischen Geschehens nur eine physische Erscheinung sein. Da die Erinnerung jedoch kein rein psychischer, sondern ein psycho-physischer Prozess ist, sind in ihr nichtsdestoweniger beide Gebiete durch eine streng gesetzliche Beziehung miteinander verknüpft. Was sie zusammenhält, ist nicht jedoch das Verhältnis von Ursache und Wirkung, sondern das Band der gegenseitigen funktionellen Abhängigkeit. D. h.: Mit der Veränderung auf dem einen Gebiete ist zugleich eine durch irgendeine Funktion gesetzlich bestimmte Veränderung auf dem anderen gegeben. Daraus folgt, dass dem bestimmten gesetzlichen Verlauf irgendeines psychischen Geschehens, den wir durch Introspektion feststellen können, auch ein bestimmtes physisches Geschehen in der Substanz des Zentralnervensystems entsprechen muss, obgleich sich dieses unserer Beobachtung entzieht. Besteht also die Erinnerung darin, dass Vorstellungen, welche unserem Bewusstsein entschwinden, damit für uns nicht verloren gehen, sondern plötzlich als Erinnerungsbilder wieder auftauchen, auch ohne dass die äußeren Eindrücke, durch welche sie zuerst erzeugt wurden, sich wiederholt haben, so können bei ihr auch die materiellen Veränderungen in der Nervensubstanz, welche mit dem Entstehen der betreffenden Vorstellung verbunden waren, bei dem Verschwinden der letzteren sich nicht wieder völlig ausgeglichen haben. Es muss vielmehr eine „Spur" derselben, irgendeine Modifikation des molekularen oder atomistischen Gefüges der Hirnsubstanz zurückgeblieben sein, die es möglich macht, dass die mit den reproduzierten Vorstellungen notwendig verbundenen physischen Prozesse auch in der Hirnsubstanz ohne wiederholten äußeren Reiz wieder ablaufen können.

Von diesem Standpunkt aus konnte Hering zu der Auffassung, dass zwischen den Vorgängen der Vererbung und Erinnerung ein

wirklicher Parallelismus bestehe, gelangen. Er nimmt an, dass die Eigenschaft, auf einen Reiz zu reagieren, und nach Aufhören des Reizes event. in einer Disposition zu verharren, welche den Wiedereintritt des spezifischen Erregungszustandes, auch ohne Wiederholung des betreffenden Reizes, möglich macht, nicht nur der Nervensubstanz zukommt, sondern zu den Merkmalen des Protoplasmas überhaupt gehört. Ist das richtig, dann ist auch im Keimplasma ein ähnlicher Vorgang möglich wie der, welcher in der Hirnsubstanz mit den Erscheinungen der Erinnerung verbunden ist. Der äußeren Welt, deren Erscheinungen Spuren in der Hirnsubstanz zurücklassen, entspricht bei der Keimzelle der Körper mit seinen Veränderungen. Das, was hier vorgeht, kann auf Wegen, die wir zwar nicht nachweisen können, die aber vielleicht mit den Nervenbahnen identisch sind, auf die Keimzellen einwirken und in ihnen Veränderungen hervorrufen, die dem Erregungszustand des Nervensystems während der Dauer eines Reizes analog sind. Mittelst des durch das Nervensystem hergestellten Zusammenhanges befinden sich, wie Hering meint, „alle Organe untereinander in einer mehr oder weniger großen gegenseitigen Abhängigkeit, so dass die Schicksale des einen wiederhallen in den anderen und von der irgendwo stattfindenden Erregung eine, wenn auch noch so dumpfe Kunde bis zu den entferntesten Teilen dringt." Die im Keimplasma bei wiederholtem Reiz zurückbleibenden Spuren, bezw. Dispositionen werden dann ausgelöst, wenn „Zeit und Stunde gekommen ist", d. h. durch einen Anstoß, welchen die Entwickelung selbst gibt.

Bis hierher sind die Deduktionen Hering's logisch nicht zu beanstanden. Wir müssen sie gelten lassen, wenn wir seine Voraussetzungen annehmen. Aber wir werden durch die Analogie nur zu der Annahme geführt, dass in den Keimzellen die gleichen **Reizerregungen** während irgendeines Stadiums der Entwickelung wiederkehren können, welche die Entstehung einer erworbenen Eigenschaft des Soma in ihnen verursacht hatte. Die Hering'sche Deduktion konnte jedoch, wenn sie Licht in die Vererbungsfrage bringen wollte, hierbei nicht stehen bleiben. Wie mit der Wiederkehr des physischen Erregungszustandes in der Hirnsubstanz eine Wiederkehr der entsprechenden Vorstellung, eine geistige Reproduktion dessen, was früher war, verbunden ist, ebenso soll, das ist der eigentliche Kern der Hering'schen Theorie, mit der gedachten Wiederkehr des physischen Erregungszustandes in der Keimzelle eine Reproduktion verbunden sein: „ein Wiedererscheinen der **Eigenschaften** des Mutterorganismus in dem sich entfaltenden Tochterorganismus." Nach Hering „erinnert sich die organisierte Materie gleichsam der Prozesse, an welchen sie schon einmal teilgenommen hat". „Wenn dem Mutterorganismus durch lange Gewöhnung oder tausendfache Übung etwas so zur anderen Natur

geworden ist, dass auch die in ihm ruhende Keimzelle davon in einer, wenn auch noch so abgeschwächten Weise durchdrungen wird, und letztere beginnt ein neues Dasein, dehnt sich aus und erweitert sich zu einem neuen Wesen, dessen einzelne Teile doch immer nur sie selbst sind und Fleisch von ihrem Fleische, und sie reproduziert dann das, was sie schon einmal als Teil eines Ganzen miterlebte: so ist das zwar ebenso wunderbar, wie wenn dem Greis plötzlich die Erinnerung an die früheste Kindheit überkommt, aber es ist nicht wunderbarer als dieses." Entkleidet man die Hering'schen Gedanken des schimmernden Gewandes der Bildersprache, so bleibt der Analogieschluss von der Reproduktion der Erinnerung auf die Reproduktion der Entwickelung übrig. Dieser Schluss ist aber nicht zulässig. Die Reproduktion der Erinnerung können wir auf das allgemeine Prinzip psycho-physischen Geschehens zurückführen. Wenn eine bestimmte Vorstellung die Funktion eines bestimmten materiellen Vorganges in der Hirnsubstanz ist, so ist notwendig mit der Wiederkehr des letzteren die Wiederkehr des ersteren gesetzt. Wie steht es dagegen mit der Reproduktion der Entwickelung? Bei ihr handelt es sich nicht um die Begleiterscheinung einer physischen Reizerregung auf geistigem Gebiete, sondern um eine Folgeerscheinung einer physischen Reizerregung wieder auf physischem Gebiet; es lässt sich daher das eine gar nicht aus dem anderen ableiten. Die Hering'sche Analogie führt uns so tatsächlich über die Wiederholung der Reizerregung nicht hinaus; sie bringt uns nur an den Berg, nicht über den Berg. Hering hat sich dadurch täuschen lassen, dass wir bei Erinnerung und Entwickelung von Reproduktion sprechen. Die Reproduktion der Erinnerung und die Reproduktion der Entwickelung sind aber zwei toto coelo verschiedene Vorgänge und Begriffe. Als gleichwertige Begriffe und Vorgänge könnte man sie nur dann ansehen, wenn der Greis, der sich seiner frühesten Kindheit erinnert, sich wieder in einen Säugling verwandelte und noch einmal die Entwickelung seiner Jugend durchmachen müsste, wenn also hier wie dort die Reaktion der Reizerregung in physischen Prozessen bestände, oder wenn es sich in beiden Fällen um Begleiterscheinungen auf geistigem Gebiete handelte, wenn also die Keimzelle nur von einer Entwickelung träumte.

Mit dem gleichen Rechte, mit welchem Hering von der Reproduktion der Erinnerung auf die Reproduktion der Entwickelung schließt, könnte man folgern, dass darum, weil unter gewissen Bedingungen eine Gestalt im Spiegel als Spiegelbild erscheint, im analogen Falle eine reale Gestalt hinter dem Spiegel stehen müsse.

Trotz dieser Mängel hat die Hering'sche Hypothese bei Forschern und Denkern wie Forel, Ostwald, Mach, Häckel u. s. w. mehr oder weniger entschiedene Zustimmung gefunden. Selbst

Weismann meinte, dass dann, wenn sich die Vererbung erworbener Eigenschaften als Tatsache herausstellen sollte, man vielleicht auf diesem Wege zu einem Verständnis derselben gelangen könnte. Bei solcher Anerkennung wurde aber, soviel ich sehen kann, von keiner Seite der Versuch gemacht, die Gedanken Hering's zu berichtigen und weiterzuführen. Es ist das erst durch die oben genannte Schrift Richard Semon's geschehen.

In ihr lässt Semon stillschweigend die falsche Analogie Hering's zwischen Reproduktion der Entwickelung und Reproduktion der Erinnerung fallen und ersetzt sie durch die Analogie zwischen jener und der mnemischen Reproduktion motorischer Handlungen. Zugleich will er — was Hering überhaupt zu tun unterlassen hatte — im einzelnen zeigen, wie man sich die Vorgänge der Vererbung als Funktionen des Gedächtnisses denken könne; er will nachweisen, dass die biologischen Gesetze der Vererbung und die psychologischen Gesetze der Assoziation wirklich identisch sind. Auf letzten Punkt legt er unstreitig in seinen Darlegungen den Hauptakzent und führt uns auch hierin über Hering hinaus. Hatte Hering in seiner Rede in blendender Darstellung eine geistreiche, aber doch nur in den allgemeinsten Umrissen ausgeführte Idee vorgetragen, so haben wir es bei Semon mit einer systematischen Zusammenfassung von Resultaten zu tun, die er durch eingehende Analyse der psychologischen und biologischen Vorgänge gewonnen hat. Durch sie hat er den Hering'schen Grundgedanken erst in das Niveau einer klaren greifbaren Vorstellung erhoben; zugleich aber hat er damit der Kritik die Wege geebnet. Lässt sich die Hering'sche Auffassung nur unter Voraussetzung der bestimmten, von Semon angenommenen biologischen und psychologischen Gesetze durchführen, so kann die Kritik hier einsetzen und prüfen. inwieweit nun diese Gesetze mit den Tatsachen in Einklang stehen oder etwa nur Postulate der Theorie sind.

Eine ausführliche klare Darlegung der Semon'schen Auffassung hat Forel gegeben[1]). Hier können wir nur die Hauptgedanken derselben hervorheben. Der Ausgangspunkt ist derselbe wie bei Hering. Auch nach Semon soll alle organisierte Materie die Eigenschaft besitzen, auf Reize zu reagieren. Wenn diese Reizwirkung zunächst auch nur so lange anhält wie der Reiz, so hinterlässt sie doch, wenn der Reiz sich wiederholt, eine dauernde Veränderung, welche Semon als „Engramm“ desselben bezeichnet. Solche Engramme entstehen, wie in dem Zentralnervensystem, so auch in der Keimzelle. Und während die Engramme der Hirnsubstanz mit dem Individuum zugrunde gehen, werden die der Keimzelle vererbt. Sie sind in einem Teil derselben, dem „Pro-

1) Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiologie. 2. Jahrg., 1905, S. 169ff.

tomer“ Semon's, lokalisiert und gehen bei den Zellteilungen in ihrer Totalität auf alle von der Keimzelle abstammenden somatischen Zellen über.

Die Summa aller ererbten und erworbenen Engramme eines Individuums ist die „Mneme“. Durch gewisse Einflüsse bezw. Reize werden nun die Engramme der Keimzelle in der für die Entwickelung des Organismus notwendigen Aufeinanderfolge ausgelöst. Semon nennt diesen Vorgang die „Ekphorie“ der Engramme. Die Reizerregung, welche dabei entsteht, ist die „mnemische Erregung“. Sie ist der Originalerregung, welche durch den Originalreiz hervorgerufen war und die engraphische Wirkung im Gefolge hatte, ähnlich. Als Reaktion der mnemischen Erregung der Keimzelle treten die plastischen Bildungen auf.

Durch die Einführung der Begriffe Engramme, Protomer, Mneme, Ekphorie, mnemische Erregung u. s. w. hat Semon unstreitig die Diskussion des Problems nach der formalen Seite hin gefördert. Wie wir sahen, geht er aber auch sachlich über Hering hinaus. Er vermeidet vor allem den schwächsten Punkt in der Deduktion des letzteren und beruft sich für die Vererbung erworbener Eigenschaften nicht mehr auf die Analogie der Reproduktion der Entwickelung mit der Reproduktion der Erinnerung, sondern auf die Analogie mit der mnemischen Reproduktion motorischer Reaktionen. Was man unter letzterer zu verstehen hat, lässt sich mit Semon am besten an einem Beispiel zeigen. Wenn man einen verprügelten Hund die Peitsche zeigt, zieht er den Schwanz ein und läuft davon. Der Grund dieses Vorganges ist die Erinnerung an den früher erlittenen Schmerz. Wir können sagen: die Peitsche hat die Engramme des Schmerzes und der mit ihm verbundenen Flucht des Hundes ausgelöst. Was sich aber wiederholt, ist nicht eine bloße Vorstellung, sondern ein Vorgang. Und das ist der wesentliche Unterschied der Semon'schen Analogie von der Hering's. Wir haben es bei der mnemischen Reproduktion motorischer Reaktionen, ebenso wie bei der Reproduktion der Entwickelung, mit physischen Vorgängen zu tun. Dass bei letzterer daneben auch psychische Momente mit hineinspielen, schließt die Analogie nicht aus. Denn wir können vom Standpunkt der psychophysischen Betrachtungsweise aus von der psychischen Seite der motorischen Reaktion event. absehen. Wenn uns das Beobachtungsmittel der Introspektion fehlte und wir darum für die Erklärung zweckmäßiger Handlungen auf die Reihe des psychischen Kausalnexus verzichten müssten, so würden uns jene genau so als bloße Reaktionen bestimmter Reizerregungen erscheinen, wie die zweckmäßigen Sekretionen der Glandula submaxillaris eine Reaktion sind der Erregung des Nervus lingualis oder der Chorda Tympani.

Warum sollen wir dann den Ablauf einer zweckmäßigen moto-

rischen Handlung nicht auch mit dem Ablauf der ontogenetischen Entwickelung in Parallele stellen und beide als Reaktionsvorgänge betrachten können? Dass es sich in dem einen Fall um Muskelkontraktionen, in dem anderen um Kern- und Zellteilungsvorgänge handelt, kann nicht in Betracht kommen.

Der auffallendste Fehler der Hering'schen Analogie ist so vermieden: die Reaktionsvorgänge sind bei der mnemisch-motorischen Handlung wie bei der Vererbung physische. Damit ist aber die Zulässigkeit der Analogie noch nicht bewiesen. Bei der mnemisch-motorischen Handlung werden die bestimmten Wechselwirkungen zwischen Zentralnervensystem und Außenwelt durch besondere Nervenbahnen vermittelt. Bei der Vererbung fehlt das analoge isolierte Leitungssystem zwischen Soma und Protomer. Wir können zwischen beiden nach unserer Kenntnis der histologischen Verhältnisse nur diffuse Wechselwirkungen annehmen. Wie kommt Semon aber dann dazu, trotzdem genau geregelte engraphische Einwirkungen der somatischen Abänderungen auf die Keimzelle und umgekehrt als Reaktionen der mnemischen Erregungen des Protomers bestimmte plastische Veränderungen im Soma vorauszusetzen? Von einer Beobachtung der angenommenen Vorgänge kann keine Rede sein. — Semon schlägt hier einen an sich gangbaren Weg der indirekten Beweisführung ein. Er geht von dem Satz aus, dass Vorgänge, die von gleichen Gesetzen beherrscht werden, auch dann, wenn ihre Erscheinungsweise eine verschiedene ist, gleichartig sein müssen. Der Satz gilt tatsächlich stets, wenn die Gebiete, zu welchen die betreffenden Vorgänge gehören, Gebiete gleicher Existenzform sind. Auf ihm beruht z. B. die elektro-magnetische Lichttheorie. Zeigen sich daher bei den Vorgängen der Erinnerung und der Vererbung die gleichen Gesetzmäßigkeiten, so müssen auch die beiden Vorgänge selbst gleichartig sein und von uns als analog anerkannt werden, mögen wir uns die Analogie vorstellen können oder nicht. Semon behauptet nun, dass tatsächlich eine vollständige Identität der Gesetze der Erinnerung und der Vererbung stattfinde.

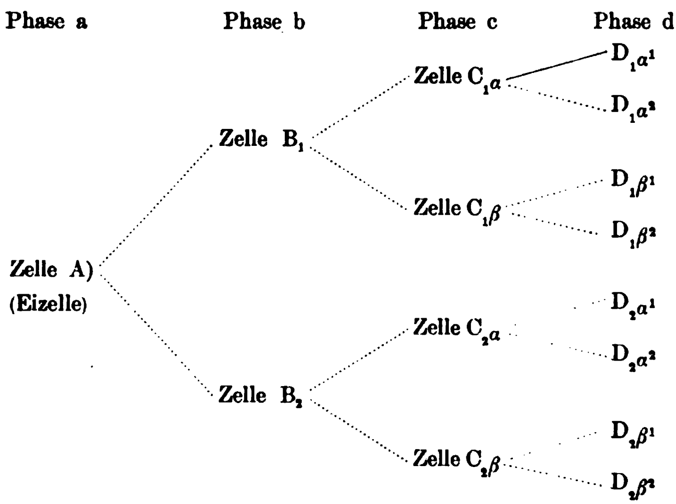
Auf die methodologische Frage der Beweisführung müssen wir später noch kurz eingehen. Zunächst handelt es sich darum, ob Semon die Propositio minor seines Schlusses mit Recht aufgestellt hat. Die Gesetze der Vererbung und der Erinnerung lassen sich durch Beobachtung ermitteln, und es ist so die Entscheidung hier auf ein Gebiet verlegt, das eine exakte Untersuchung zulässt. Es muss die Kritik daher vor allem an diesem Punkte einsetzen.

Man kann nun zeigen, dass die von Semon entwickelten psychologischen und biologischen Gesetze nur einzelnen Tatsachen, nicht dem ganzen uns bekannten Tatsachenkomplex entsprechen. Das gilt besonders hinsichtlich der Gesetze der Assoziation. Aber

auch die Grundvoraussetzung der ganzen Theorie, dass das Protoplasma der Keimzelle und das der Nervensubstanz als wesentlich gleiche Substanzen aufzufassen seien, kann nur festgehalten werden, wenn eine zwischen der Nervenmasse und deren physiologischer Funktion bestehende gesetzliche Beziehung außer Betracht bleibt. Nach unserer Erfahrung nimmt die Nervenmasse mit ihrer Leistungsfähigkeit im allgemeinen zu; d. h. eine hochentwickelte geistige Tätigkeit setzt auch ein relativ großes Gehirn voraus. Es lässt sich freilich nicht sagen, dass das Gewicht des letzteren geradezu das Maß des ersteren sei. Damit würde man zuviel behaupten; aber es scheinen doch kompliziertere Funktionen der Nervensubstanz auch einen komplizierteren Bau derselben zu erfordern, der wieder eine bestimmte Substanzmasse erheischt. Die Leistungsfähigkeit, welche Semon beim Protomer, d. h. dem reizbaren Protoplasma der Keimzelle annimmt, ist nun geradezu ungeheuer.

Um uns das klar zu machen, müssen wir die Entwickelung der Eizelle, wie sie sich nach Semon vollziehen soll, nach dem von ihm gegebenen Schema verfolgen, doch genügt es, die ersten Stadien der Entwickelung ins Auge zu fassen. Wir teilen zunächst die schematische Darstellung selbst mit.

Entwickelung der Eizelle bis zum Achterstadium.



Das Schema stellt die ersten vier Phasen der Entwickelung dar. Jede der Zellen ist in besonderer Weise differenziert. Die Eizelle hat sich in die beiden nach Lage und Eigenschaften verschiedenen Zellen B_1 und B_2 geteilt; B_1 wieder in die nach Lage und Eigenschaften verschiedenen Zellen $C_{1\alpha}$ und $C_{1\beta}$, desgleichen B_2 in $C_{2\alpha}$ und $C_{2\beta}$ u. s. w.

Diese Differenzierung schreitet nach Semon vorwärts, indem in dem Protomer jeder Zelle diejenigen Engramme ausgelöst werden, deren Ekphorierung zur Teilung der betreffenden Zelle und zur Differenzierung der entsprechenden Tochterzellen in zwei weitere, nach Lage und Eigenart unterschiedene Zellen führt. Wir wollen jedoch, um zu einer schematischen Übersicht zu gelangen, annehmen, dass für die Phase der Entwickelung, welche von einer Zellteilung zur anderen reicht, in jeder Zelle die Auslösung nur eines Engramms erforderlich sei. Die Anzahl der im ganzen Individuum ekphorierten Engramme beläuft sich dann nach unserem Schema in der dritten Phase auf vier; in der vierten Phase auf acht. Sie wird in der x-Phase $2^{(x-1)}$ Engramme betragen.

Da nun das Individuum während seiner Entwickelung alle x. Phasen durchmachen muss, so ist nach dieser Vorstellung die Anzahl aller in der ererbten Mneme eines Individuums vorhandenen Engramme mindestens $= \Sigma[2^{(x-1)}]$.

Schon bei einer relativ geringen Zahl von aufeinanderfolgenden Zellteilungen wird diese Summe eine unvorstellbare Zahl. Ich brauche in dieser Hinsicht nur an die bekannte Schachbrettaufgabe zu erinnern. Da nun bei jeder erblichen Anlage, die nicht wie die Weismann'schen Determinanten aus diskreten Teilen besteht, überhaupt nur eine erbgleiche Teilung denkbar ist — sie wird auch von Semon angenommen —, so muss dieser ungeheure Engrammkomplex nicht nur in der Keimzelle, sondern in dem Protomer jeder somatischen Zelle vorhanden sein. Es bedarf keiner weiteren Ausführung, dass bei den Semon'schen Annahmen ein Vergleich unseres Gehirns mit dem Protomer hinsichtlich der Leistungsfähigkeit kaum noch gemacht werden kann.

Bei einem hochdifferenzierten Tiere würde sich die Anzahl der Engramme in dem Protomer einer einzigen Zelle zu der Anzahl der Erinnerungsbilder, welche wir im Gedächtnis festhalten können, verhalten wie die Tropfen im Meer zu den wenigen Wassertropfen, die am Eimer hängen bleiben. Dieses ungeheure Gedächtnis des Protomers würde aber auf der Funktion eines mikroskopisch kaum noch sichtbaren Teiles des Zellkernes beruhen. Hier klafft schon ein Widerspruch zwischen unseren, hinsichtlich der Nervensubstanz gemachten Erfahrungen und der in Rede stehenden Theorie. Vor allem ist aber die von Semon behauptete Identität der Assoziations- und der Entwickelungsgesetze nicht vorhanden.

Von den Neulamarckisten wird besonders die Bildung der koaptativen Einrichtungen der Organismen auf lamarckistische Prinzipien zurückgeführt. Man stellt sich vor, dass sie sich nach und nach aus einzelnen funktionellen Anpassungen, die sich vererbten, aufgebaut haben. Jede von diesen besteht aber wieder aus zahlreichen Zellteilungen und Zelldifferenzierungen. Wir haben daher

bei der Semon'schen Auffassung anzunehmen, dass diese einzelnen, während der funktionellen Anpassung entstandenen kleinen somatischen Abänderungen im Keimplasma ebensoviele Reizerregungen verursachten, die sich bei Wiederholung des Vorganges engraphisch fixierten. Während der Entwickelung muss dann in dem Protomer der betreffenden Zelle jedesmal das Engramm der Abänderung, „für welche Zeit und Stunde gekommen ist“, ekphoriert werden. Wir brauchen das allerdings nur für die Abänderungen anzunehmen, welche notwendige Konstruktionsteile für den Aufbau der koaptativen Einrichtung sind. Ist aber irgendeine Differenzierung ein solcher Baustein, so muss sie ein Engramm im Keimplasma hinterlassen, auch wenn sie an sich noch so schwach wäre, wie bei dem Phonographen eine Reproduktion der Originalmelodie nur dann entstehen kann, wenn in die Wachswalze auch die zartesten Schwingungen eingegraben sind und der Stift diesen Spuren genau nachgeht. Es muss also zunächst einem bestimmten Reizkomplex lückenlos ein Erregungskomplex und diesem wieder lückenlos ein Engrammkomplex entsprechen.

Ein solcher Parallelismus ist Postulat der Semon'schen Auffassung. Auf dem biologischen Gebiete kann er nur hypothetisch angenommen werden. Die Frage ist: Lässt er sich auf dem Gebiete der psycho-physischen Erscheinungen als wirklich vorhanden nachweisen? Das ist nun nicht der Fall. Die Beziehung zwischen Reiz und Reizerregung ist hier nur von der Stärke des Reizes abhängig. Alle Reize, deren Stärke unter dem Schwellenwert bleibt, rufen keine Reaktion hervor. Es gibt daher der Erregungskomplex stets ein sehr unvollständiges, unzusammenhängendes Bild des zugehörigen Reizkomplexes wieder. Er gleicht einer photographischen Platte, auf der nur einzelne stark belichtete Punkte zu erkennen sind. Notwendige Verbindungsglieder können ausfallen, wenn ihre Reizstärke zu gering ist. Das hindert nicht das Zustandekommen einer Vorstellung. Die Lücken im Erregungskomplex werden, soweit es zur Vervollständigung der Illusion erforderlich ist, durch die Assimilation ausgefüllt (cfr. u. S. 637f.), so dass wir sie nicht bemerken. Dagegen enthält die Vorstellung eines Vorganges niemals die Einzelvorstellungen aller der Momente, welche aufeinanderfolgen müssen, wenn der Vorgang wieder ablaufen soll. Die Wiederholung einer Handlung (die „mnemische motorische Handlung“ Semon's) wäre daher ohne den Muskelsinn überhaupt nicht möglich. Denn noch viel unvollkommener als die Korrespondenz zwischen Reiz und Erregungskomplex ist die Korrespondenz zwischen dem Erregungs- und dem zugehörigen Engrammkomplex. Nach Semon soll letztere für das Protomer durchaus gelten. Er sagt ausdrücklich: „Es ist wahrscheinlich, dass jeder synchron wirkende Reiz bezw. die ihm synchrone Erregung eine

engraphische Wirkung ausübt.“ Dabei übersieht Semon jedoch ein wichtiges Moment. Bei den psycho-physischen Vorgängen werden Reizerregungen als solche überhaupt niemals ins Gedächtnis aufgenommen. Es kann uns eine Melodie tausend und abertausendmal im Schlafe vorgespielt worden sein; die Töne haben unser Ohr getroffen und die peripheren Nerven in Erregung versetzt. Wir wissen auch, dass diese Erregung bis zu den Rindenteilen des Gehirnes weiter geleitet worden ist. Und doch ist es Tatsache, dass wir uns nach dem Erwachen aus einem tiefen Schlafe solcher Melodien in keiner Weise erinnern können. Ähnliches kann uns im wachen Zustande widerfahren. Es erfreut mich jetzt während der Sommerfrische an jedem Morgen der Gesang der Waldvögel. Ich lausche ihm eine Zeitlang, setze mich dann zur Arbeit hin und achte nicht mehr auf das, was um mich geschieht. Breche ich zur Mittagszeit ab, so ist es um mich still geworden. Ich kann aber nicht sagen, wann der Gesang der Vögel aufgehört hat. Das Gedächtnis bewahrt nicht die Reizerregungen als solche, sondern nur die, welche durch die aktive oder passive Apperzeption — Apperzeption im Wundt'schen Sinne genommen — zu einer Einheit, d. h. zur bewussten Vorstellung verbunden worden sind. Wie nur denjenigen Reizen Reizerregungen entsprechen, welche die Reizschwelle überschritten haben, so können — auf psycho-physischem Gebiete — nur die Reizerregungen Engramme hinterlassen, welche über die Apperzeptionsschwelle gelangt sind. Es findet letzteres aber immer nur bei einem verhältnismäßig kleinen Teil des simultanen Erregungskomplexes statt und zwar wird die Zahl der Komponenten, welche sich zu einer Vorstellung vereinigen, um so kleiner, je intensiver sich die Aufmerksamkeit auf einen Punkt richtet. Das Apperzeptionsfeld zieht sich dann gewissermaßen immer enger zusammen. Der Satz Semon's, dass der simultane Erregungsprozess in seiner Totalität engraphisch fixiert werden kann, gilt für das Gebiet unserer Erinnerungsvorgänge jedenfalls nicht.

Ein weiteres Postulat muss Semon in betreff seiner Engramme aufstellen, um die Gleichmäßigkeit der ontogenetischen Entwickelung zu sichern.

Die Spur auf dem Wachszylinder des Phonographen darf nicht durch spätere Einwirkungen geändert sein, wenn der Apparat richtig funktionieren soll. Ähnliches gilt von den Semon'schen Engrammen. Soll sich die Zelle $C_{1}\alpha$ immer wieder genau zu den Zellen $D_{1}\alpha^{1}$ und $D_{1}\alpha^{2}$ in den Abkömmlingen differenzieren, so dürfen die betreffenden Engramme durch die zahllosen Engramme, welche das Protomer der Zelle $C_{1}\alpha$ neben den Engrammen für $D_{1}\alpha^{1}$ und $D_{1}\alpha^{2}$ enthält, nicht verwischt sein. Sie müssen sich scharf und deutlich von allen anderen abheben und bei ihrer Ekphorierung einen dem originalen völlig adäquaten Erregungszustand hervorgehen lassen.

Auch mit diesem Postulate der Semon'schen Theorie stehen unsere psychologischen Erfahrungen in Widerspruch. Wir finden bei der Assoziation durchweg eine Vermischung von Elementen, die aus den verschiedensten Reizkomplexen herrühren.

Schon bei der Bildung der Vorstellungen, die, wie wir sahen, ja allein Spuren im Gedächtnis zurücklassen können, verschmelzen die Reizerregungen. Es herrscht bei ihnen in der Regel eine einzelne Empfindung so vor, dass die anderen mit ihr verbundenen ihr gegenüber ihre selbständige Geltung mehr oder weniger verlieren. Wir empfinden z. B. die Obertöne eines Klanges nicht als selbständige Töne, sie verschwinden in der Klangfarbe des Grundtones. Noch weniger kommen uns die Lokalzeichen der Netzhaut und die Bewegungsempfindung des Auges als solche zum Bewusstsein. Sie bewirken nur, dass wir die Lichtempfindung auf einen bestimmten Ort im Raume beziehen. Gerade die Empfindungen, welche die regelmäßigen Begleiter anderer sind, treten in der Vorstellung zurück oder entschwinden in ihr sogar vollständig. In etwas anderer Weise verbinden sich bei dem Entstehen von Erinnerungsbildern die Elemente der verschiedenen Engrammkomplexe. Wir nennen diese Verbindungsart die Assimilation. Ihren eigentümlichen Charakter können wir am leichtesten bei der Erscheinung, welche wir als Illusion bezeichnen, erkennen. Bei ihr ist ein unmittelbarer Sinneneindruck gegeben, der durch Elemente reproduzierter Vorstellungen „assimiliert“ wird. Ich betrachte eine Landschaft von Hobbema. Je mehr ich mich in sie versenke, d. h. je mehr Engramme in mir durch die Pinselstriche des Bildes ekphoriert werden, desto lebhafter steht sie mir vor den Augen. Das niedere Strohdach der Mühle im Schatten der Bäume, der Bach mit dem Schilf am Ufer, in der Ferne die Dorfkirche — das leichte Gewölk, durch das die Sonne bricht und in den Wasserlachen zwischen dem Ried aufblitzt — was ich sehe, ist nicht mehr die bemalte Leinwand, sondern ein Stück Natur. Den Eichbaum im Kamp, dessen Blätter leise im Winde rauschen, habe ich in Wirklichkeit nie so gesehen; doch die Elemente zahlloser verschiedener Erinnerungsbilder von Bäumen werden von den Pinselstrichen ausgelöst und assimilieren diese, dass schließlich die Illusion einer Landschaft entsteht, die ich nie geschaut und die mir doch natürlich zu sein scheint. Auf wen haben nicht schon sogar roh gemalte Theaterdekorationen, oder die Gemälde eines Panoramas bei entsprechender Beleuchtung und Entfernung eine ähnliche Wirkung ausgeübt. Diese Assimilation tritt bei allen unseren Sinneswahrnehmungen in Aktion. Auf ihr beruhen unsere Vorstellungen über Entfernungen, die Einflüsse der Luftperspektive u. s. w. Und wie hier Elemente verschiedener früherer Vorstellungen unmittelbar gegebene Eindrücke ergänzen und modifizieren, so üben auch die

Erinnerungsvorstellungen gegenseitig eine ähnliche Wirkung aus. Die Vorstellung, welche ich mir ins Gedächtnis zurückrufe, wird durch Bestandteile anderer verwandter Erinnerungsbilder beeinflusst und abgeändert, so dass es sich bei der Reproduktion durch das Gedächtnis niemals in Wirklichkeit um ein Wiedererstehen der alten Vorstellung, sondern stets um die Bildung einer neuen Vorstellung handelt, die nur in bestimmten Elementen einen Hinweis auf die früher dagewesene Vorstellung enthält. Jeder weiß, dass die Erinnerung an einen Gegenstand nicht nur hinsichtlich der Intensität, sondern auch hinsichtlich des Inhaltes der Vorstellung nur unvollkommen dem ursprünglichen Eindruck des Gegenstandes gleicht.

Auch die Auffassung Semon's, dass die einzelnen Reizerregungen und die Engramme eines simultanen Reizkomplexes als selbständige Elemente erhalten bleiben und als solche gleichzeitig und koordiniert ekphoriert werden, ohne sich miteinander und mit Komponenten anderer simultaner Reizkomplexe zu vermischen, entspricht also in keiner Weise unseren Erfahrungen auf psychischem Gebiete. Nach demselben findet, wie gesagt, eine solche Vermischung ursprünglich nicht zusammengehöriger Engramme stets statt. (Schluss folgt.)

Weitere Bemerkungen zur Hatschek'schen Generatültheorie und zum Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften.

Von L. Plate (Berlin).

In Nr. 10 dieses Bandes hat Hatschek meine Kritik[1]) seiner Vererbungshypothese[2]) einer Besprechung unterzogen und, ohne die von mir gemachten Einwände näher zu würdigen, sie rundweg abgelehnt, weil ich von seiner Hypothese eine „irrige Darstellung" gegeben hätte. Er behauptet von meiner Untersuchung: „meine Grundideen sind in seinem Aufsatze nicht richtig wiedergegeben, denn die Darstellung derselben ist zum Teil eine schiefe, zum Teil eine ganz unrichtige, ja sogar meiner eigenen ganz entgegengesetzte." Weiterhin ist von „Unterschiebung" fremder Ansichten, von „Missdeutungen" und von „Missverständnissen" die Rede. Das sind schlimme Vorwürfe, die ich nicht unbeantwortet lassen darf. Ein Kritiker muss in erster Linie die zu besprechenden Anschauungen richtig erfasst haben; gerade weil ich auf deszendenztheoretischem Gebiete die kritische Feder so oft führe, bin ich mir dieser Ver-

1) L. Plate, Hatschek's neue Vererbungshypothese. Biol. Centralbl. (Festschrift für Rosenthal) 1906, p. 91—100.

2) B. Hatschek, Hypothese der organischen Vererbung. Leipzig, W. Engelmann, 1905, 44 pp.

antwortung vollständig bewusst. Neue Theorien mit neuen Fachausdrücken sind nicht immer leicht zu verstehen und die Möglichkeit einer unrichtigen Auffassung der Hatschek'schen Gedanken ist natürlich zuzugeben. Nachdem ich noch einmal gewissenhaft den Hatschek'schen Aufsatz und meine Kritik verglichen habe, muss ich jene Vorwürfe als völlig unberechtigt zurückweisen. Die Hatschek'schen Grundideen sind ganz korrekt und in engster Anlehnung an die Ausdrucksweise des Originals wiedergegeben worden und von Missverständnissen kann nicht die Rede sein, da die Hatschek'schen Gedankengänge so einfach sind, dass sie gar nicht schief interpretiert werden können. An einer einzigen Stelle, auf der letzten Seite meiner Arbeit, ist mir eine etwas ungenaue Ausdrucksweise untergelaufen, indem ich eine von mir gezogene Schlussfolgerung als Bestandteil der Theorie angesehen habe. Für jeden, der meine Arbeit genau gelesen hat, ist der Zusammenhang klar. Ich gehe weiter unten auf diesen Punkt näher ein, nehme aber diese Inkorrektheit — sie besteht darin, dass ich statt „katalytisch" hätte schreiben müssen „im Verband des Generatüls" — schon hier zurück, in der Hoffnung, dass dann auch Hatschek sein ungerechtes Urteil zurücknehmen wird. Im folgenden will ich die mir von Hatschek gemachten Vorwürfe einzeln durchgehen und zeigen, dass nicht ein einziger stichhaltig ist. Das wird mir Gelegenheit geben, die Hatschek'sche Theorie noch von einigen neuen Seiten zu beleuchten.

I. Polemisches.

1. Den ersten Vorwurf kleidet Hatschek in die folgenden Sätze:

„Wie sehr muss man die Grundidee, dass die Generatüle den jugendlichen Zustand der Ergatüle darstellen, missverstehen, wenn man ihr mit Plate folgende Betrachtung entgegensetzt: „. . . selbst wenn man sich auf den Boden der Hatschek'schen Hypothese stellt, so ist damit für das Vererbungsproblem noch nichts gewonnen, denn für dieses kommt es nur darauf an, dass die generative Substanz als „Keimplasma", als Träger der spezifischen Erbmasse funktioniert und deshalb die Charaktere des Zellplasmas mehr oder weniger bestimmt; ob sie daneben das Zellplasma auch noch zum Wachstum und zur Vermehrung reizt resp. befähigt oder nicht, ist für das Verständnis der Vererbung gleichgültig." Ich vermisse hier den Beweis dafür, dass ich die Hatschek'schen Ideen verkehrt dargestellt oder missgedeutet habe. Ich halte jenen Satz vollkommen aufrecht und füge zum Verständnis desselben für nichtorientierte Leser folgendes hinzu. Hatschek unterscheidet in jeder Zelle zwei Arten von lebenden Plasmamolekülen, die Generatüle und die Ergatüle. Die ersteren sitzen im Zellkerne, die letzteren vornehmlich im Zellplasma. Die Ergatüle leisten die Arbeit und nutzen

sich hierbei ab, haben aber nicht die Fähigkeit, selbst zu wachsen und sich zu regenerieren. Dieser Ersatz der verbrauchten Ergatüle findet statt, indem die Generatüle auswachsen, sich in Ergatüle verwandeln und diesen dadurch ihr charakteristisches Gepräge aufdrücken. Die Generatüle sind in allen Zellkernen einer Art im wesentlichen gleich, aber in verschiedenen Arten verschieden. Sie entsprechen dem Keimplasma von Weismann, denn sie sind auf Grund ihrer atomistischen Struktur die Ursache der spezifischen Eigenschaften der betreffenden Art. Diese Hatschek'sche Grundidee deckt sich mit der allbekannten Auffassung, dass der Kern die Lebenstätigkeit der Zelle beherrscht, dass das Zellplasma die eigentliche Arbeit leistet und dass das Keimplasma, d. h. die für jede Art charakteristische Substanz in allen oder fast allen Körperzellen angetroffen wird. Hätte Hatschek nicht die neuen Termini Generatül und Ergatül gebildet, so würde niemand etwas Neues darin wahrnehmen, mit Ausnahme eines Punktes: die Ergatüle, also das Zellplasma, vermögen nicht zu wachsen, sondern sie werden stets ergänzt durch die Generatüle, durch die Kernsubstanz. Hatschek sagt in seiner jüngsten Arbeit direkt: „die Kernsubstanz ist in ihrem wesentlichsten Teile jugendliche Zellsubstanz." Diese Auffassung widerstreitet meines Erachtens allen zytologischen Erfahrungen. Zu dem, was ich früher gegen sie bemerkt habe, füge ich hinzu, dass, wenn der Kern im wesentlichen jugendliche Zellsubstanz ist und nur von einer Hülle älterer Zellsubstanz umgeben wird, er dann doch für sich existenzfähig sein müsste, was doch nicht der Fall ist. Wir vermissen auch bei Hatschek jede Tatsache zugunsten dieser neuen Ansicht. Wenn eine solche Umwandlung der Kernsubstanz in Cytoplasma stattfände, so müsste dies doch durch Beobachtung festzustellen sein. Statt dessen sehen wir die wesentlichsten Kernbestandteile, die Chromosomen, stets scharf vom Cytoplasma abgesetzt und wir kennen keine Übergangsstadien zwischen beiden. Ich muss also an meiner früheren Behauptung festhalten, dass dieser erste neue Gedanke von Hatschek höchst unwahrscheinlich ist. Aber was hat derselbe mit dem Vererbungsproblem an sich zu tun? Ich antworte: gar nichts und komme damit auf meinen obigen von Hatschek zitierten Satz zurück. Wichtig ist allein, dass die Kernsubstanz alias Generatül das Zellplasma (Ergatül) beherrscht in allen seinen Leistungen oder mit anderen Worten, dass in allen Kernen, in denen der somatischen Organe wie der Keimzellen, die spezifische Vererbungssubstanz, das Keimplasma, sich vorfindet, denn auf dieser Annahme allein beruht die Vorstellung gleichsinniger Veränderungen im Soma und im Ei. Ob diese Kernsubstanz sich außerdem noch in Cytoplasma verwandelt oder nicht, ist für das Vererbungsproblem gleichgültig.

2. Der zweite Vorwurf lautet bei Hatschek: „Weiter kommen

allerlei Verwechslungen vor, indem Plate mir vorhält, dass ich annehme (p. 12 u. 13), die generative Substanz gebe „Teilchen" ab, welche sich in die ergastischen Moleküle umwandeln" — und dann fügt Hatschek hinzu: „selbstverständlich sind mit diesen Teilchen die Moleküle der generativen Substanz gemeint und damit nichts anderes ausgesagt wie in allen den ausführlichen, dieser Stelle vorhergehenden und nachfolgenden Erörterungen."

Nun vergleiche der Leser einmal die ursprüngliche Darstellung von Hatschek und die von mir, und er wird sofort ersehen, dass ich mir keine Spur von „Verwechslungen" habe zuschulden kommen lassen.

Hatschek, p. 12.

„Im Sinne der meisten Theoretiker sollte diese „Vererbungssubstanz" einen sehr komplizierten aus ungeheuer zahlreichen und mannigfaltigen Determinanten zusammengesetzten Aufbau besitzen.

Sollte es aber nicht richtiger sein, im Zellkern eine relativ einfache Primitivsubstanz anzunehmen, welche dadurch, dass Teilchen von ihr aus dem Zellkern auswandern und in den Zelleib gelangen (ein Vorgang, der auch von den Determinantentheorien angenommen wird), dort der mannigfachsten Umwandlungen fähig wird und die funktionell sehr verschiedenartigen lebendigen Strukturen liefert?"

Plate, p. 94.

„Auf p. 12 und 13 erfahren wir, dass die relativ einfache generative Substanz „Teilchen" abgibt, welche sich in die ergastischen Moleküle umwandeln, gleichsam zu ihren chemischen Radikalen werden und dadurch die Natur aller im Körper vorhandenen Ergatüle bestimmen, und p. 33 wird die Vererbung erworbener Eigenschaften dadurch plausibel gemacht, dass ein bestimmter „Bezirk" der generativen Substanz . . ."

Wo kommen hier die „allerlei Verwechslungen" vor? Sie existieren nur in der verbitterten Phantasie von Hatschek, denn selbstverständlich habe auch ich die Sache so aufgefasst, dass erst in den Generatülteilchen die deterministischen „Bezirke" liegen, welche den Gegenstand der nächsten Anklage bilden.

3. Tadelt mich nämlich Hatschek mit den Worten: „und dann soll ich ebenso auf p. 33 gesagt haben, dass ein bestimmter „Bezirk" der generativen Substanz beim Übertritt in ein Ergatül dessen spezifische Eigenschaften hervorruft, — ein ganz sinnwidrig entstelltes Zitat, da ich hier vielmehr von „spezifischen Bezirken des Generatüls", also von Atomgruppen eines Moleküles

spreche, und nicht diese, sondern das ganze Molekül in das Ergatül sich verwandeln lasse." Es genügt auch in diesem Falle die einfache Gegenüberstellung der beiden Arbeiten, um zu beweisen, dass ich durchaus nicht „sinnwidrig" zitiert habe.

Hatschek, p. 33.

„Sie (die Ergatine) werden spezifische Wirkungen auf die Moleküle ausüben, indem spezifische Ergatine mit spezifischen Bezirken des Generatüls in Beziehung treten. Und zwar werden infolge ähnlicher Atomanordnung die spezifischen Ergatine gerade auf jenen Bezirk des Generatüls wirksam sein (oder mit demselben sich verbinden), welcher genetisch für die spezifischen Eigenschaften des Ergatüls bestimmend war, von welchem eben jene Ergatine sich abgespalten haben."

Plate, p. 94, 95.

„und p. 33 wird die Vererbung erworbener Eigenschaften dadurch plausibel gemacht, dass ein bestimmter „Bezirk" der generativen Substanz, welcher beim Übertritt in ein Ergatül einer Körperzelle dessen spezifische Eigenschaften hervorrief, auch in den Kernen der Keimzellen vorhanden ist und dass daher eine gleichsinnige Veränderung dieser Bezirke durch denselben chemischen Reiz postuliert werden darf. Aus diesen Sätzen weht echter Geist der Determinantenlehre, denn . . ."

Aus Hatschek's Worten geht klar hervor, dass die Ergatüle ihren spezifischen Charakter einem „Bezirk", also einer Atomgruppe des Generatüls, verdanken und diesen Gedanken habe ich mit anderen Worten, aber ebenso klar wiedergegeben.

4. Es ergibt sich nun die weitere Frage, in welcher Weise wirkt ein solcher Atombezirk des Generatüls auf das Ergatül ein und verleiht ihm sein besonderes Gepräge. Die Schwierigkeit liegt darin, dass das ganze Generatülmolekül in das Ergatül sich verwandelt, dass aber trotzdem nur ein Bezirk des Moleküls „für die spezifischen Eigenschaften des Ergatüls bestimmend" ist. Nehmen wir an, das Generatülmolekül bestehe aus verschiedenen Atomgruppen, die mit a, b, c . . . z bezeichnet werden mögen, so verwandelt sich also das ganze Generatül in das Ergatül einer Zelle, der Charakter der Ergatüle wird aber in dem einen Gewebe durch die Atomgruppe a, in dem anderen durch f, in dem dritten durch p bestimmt. Es ergibt sich die für die ganze Theorie prinzipiell wichtige Frage, wie ist ein solcher Umwandlungsprozess möglich. Hatschek erklärt ausdrücklich p. 28: „Es ist aber daran zu erinnern, dass die gesamte Komplikation des Generatüls in alle von ihm ableitbaren Ergatüle übergeht und dass nicht etwa eine Auseinanderlegung der verschiedenen Teile des Moleküls oder ein zeitweilig aktiver und inaktiver Zustand des einen oder des anderen Teiles

zur Erklärung der Differenzierungen des Körpers in Anspruch genommen wird.“ Also die Atombezirke wandern nicht aus, sie bleiben im Verbande des ganzen Generatüls und üben trotzdem eine spezifische Wirkung aus. Wie das möglich ist, erklärt uns Hatschek nicht. Er geht über diese fundamentale Schwierigkeit stillschweigend hinweg, denn wenn er p. 15 von den Ergatülen sagt, dass sie „einer gesetzmäßig fortschreitenden chemischen Umwandlung unterliegen, die in alternativer Weise je nach den einwirkenden Umständen geschieht“, so sind das nur Worte, aber keine Erklärung. In diesem Dilemma bin ich nun Hatschek entgegengekommen und habe geschrieben: „Hatschek denkt sich offenbar die Wirkung einer Atomgruppe des Generatüls als eine katalytische nach Art der Enzyme, von denen vielfach angenommen wird, dass sie chemisch wirken, ohne sich dabei atomistisch zu verändern.“ Jeder Mensch, der deutsch versteht, sieht aus der Fassung dieses Satzes, dass es sich um eine Vermutung meinerseits handelt. Hatschek aber schmiedet daraus eine vierte Anklage, und nennt jenen Satz eine „Unterschiebung, welche dem Sinne meiner Ausführungen vollkommen entgegengesetzt ist.“ Ich habe ihm nichts Entgegengesetztes untergeschoben — denn über diesen Punkt hat er sich überhaupt nicht geäußert —, sondern ich habe eine Schlussfolgerung gezogen, die mir aus seinen Angaben mit Notwendigkeit sich ergab. Ich sehe auch jetzt keine andere Möglichkeit der Auffassung; entweder ein solcher Atombezirk wandert aus dem Generatülmolekül aus, dann ist seine spezifische Wirkung leicht verständlich, oder er wandert nicht aus, dann muss er wohl enzymatisch seine Umgebung beeinflussen, eine Auffassung, die freilich wegen mancher schon früher geäußerten Bedenken abzulehnen ist. Tertium non datur. Wenn ich nun auf der letzten Seite meines Aufsatzes diese katalytische Wirkungsweise der Atomgruppen des Keimplasmas als Bestandteil der Hatschek'schen Theorie angesehen und als zweiten neuen, aber sehr unwahrscheinlichen Gedanken ausgesprochen habe, so wird jeder Leser meiner Arbeit wissen, wie dies aufzufassen ist. Schlimmstenfalls kann man mir hier eine etwas ungenaue Ausdrucksweise vorwerfen. Hätte ich statt „katalytisch“ geschrieben „im Verbande des Generatüls“, so wäre alles in Ordnung gewesen und der Passus hätte gelautet: „Neu sind an ihr (der Theorie) zwei Gedanken, die beide höchst unwahrscheinlich sind: dass erstens die Fähigkeit spezifischer Arbeitsleistungen und des Wachstums (resp. der Teilung) an verschiedene Biomoleküle gebunden ist, und dass zweitens die verschiedenen Atomgruppen des Keimplasmas im Verbande des Generatüls das Zellplasma beeinflussen. Aber diese beiden Gedanken sind für das Vererbungsproblem nebensächlich. — In dieser Fassung halte ich diese Sätze auch jetzt noch aufrecht.

5. Weiter schreibt Hatschek (p. 316): „Es wird mir als Widerspruch vorgehalten, dass ich die generative Substanz als „relativ einfach“ bezeichne — was aber an der betreffenden Stelle im Vergleich zum Gesamtkörper gemeint ist — während ich doch wieder von der überaus komplizierten atomistischen Architektur des Riesenmoleküls spreche.“ Diese Darstellung ist nicht richtig und Hatschek scheint seine eigene Abhandlung nicht genau zu kennen. Das unter 2. angegebene Zitat der Hatschek'schen Sätze beweist ganz deutlich, dass er seine einfache Primitivsubstanz in Gegensatz gestellt hat zu der „sehr komplizierten, aus ungeheuer zahlreichen Determinanten zusammengesetzten“ Vererbungssubstanz der meisten Theoretiker, wie es ja die ausgesprochene Absicht der Arbeit war, gegen die Determinantenlehre vorzugehen. Also auch in diesem Falle ist meine Darstellung völlig korrekt. Ein Widerspruch besteht bei Hatschek, denn seine Vererbungssubstanz ist nicht einfacher, sondern genau so kompliziert gebaut wie die von Weismann postulierte. Ich habe diesen Widerspruch übrigens in meiner Kritik sehr milde beurteilt, denn ich nannte ihn „klein“ und bezeichnete ihn als „lapsus calami“.

Das Gesagte wird jeden Leser der vorstehenden Zeilen überzeugen, dass die maßlosen Vorwürfe, welche Hatschek mir gemacht hat, weil ich seine Theorie ungünstig kritisiert habe, ungerechtfertigt sind. Ich habe eine ganz korrekte Darstellung der Hatschek'schen Ideen gegeben, und „Missdeutungen“, „Unterschiebungen“, „Verwechslungen“ sind nicht vorgekommen.

II. Ist die Generatültheorie deterministisch oder nicht und was leistet sie für die Erklärung der Vererbung erworbener Eigenschaften?

Die Vererbungstheoretiker sind gegenwärtig in zwei Heerlager gespalten; die einen schaaren sich um Weismann und behaupten, dass wir in dem Keimplasma bestimmte Teilchen annehmen müssen. welche zu verschiedenen Perioden der Ontogenie in diese eingreifen und die Entwickelung in bestimmte Bahnen lenken durch die chemischen oder physikalischen Kräfte, welche sie abzugeben vermögen. Das Keimplasma ist nach dieser Auffassung eine „historische Substanz“, welche im Laufe der Phylogenie immer komplizierter wird, immer mehr Atomgruppen von spezifischer Wirkungsweise sich angliedert und dadurch befähigt wird, eine stetig zunehmende Zahl von Eigenschaften auszulösen. Dieser ganze Komplex von Determinanten, Pangenen oder wie man diese Vererbungseinheiten nennen will, bildet unter bestimmten Bedingungen ein geschlossenes unveränderliches System und wird als solches von einer Generation auf die nächste übertragen, unter anderen Bedingungen, nämlich während der Ontogenie, hört diese Geschlossenheit auf und die einzelnen Atomgruppen der Determinanten

entfalten nacheinander das Spiel ihrer Kräfte. Dieser präformistischen oder deterministischen Auffassung gegenüber steht die epigenetische, welche zwar auch eine komplizierte atomistische Architektur der Vererbungssubstanz annimmt, aber diese doch stets in ihrer Gesamtheit wirken und sich verändern lässt. Bezeichnen wir wie oben die verschiedenen Atomgruppen des Keimplasmas mit a, b, c . . . z, so würde nach der epigenetischen Vorstellung das ganze Alphabet als eine Einheit anzusehen sein, die sich im Laufe der Ontogenie gesetzmäßig verändert durch Aufnahme und Abgabe von Stoffen, während nach Ansicht der Deterministen diese Umsetzungen bei Beginn der Ontogenie sich auf einen Teil der Buchstaben beziehen, vielleicht zuerst nur auf a—f, während die übrigen unverändert bleiben, aber nach und nach in Aktion treten und zwar dann, wenn durch den vorhergegangenen Assimilationsprozess hierfür die Bedingungen geschaffen sind. Manche Epigenetiker, z. B. Jensen[1]), gehen so weit, diese deterministische Auffassung für völlig unhaltbar zu erklären. Ich kann mich dem nicht anschließen, denn erstens ist es Tatsache, dass in einer komplizierten Mischung der verschiedenartigsten Verbindungen sich durchaus nicht alle Stoffe gegeneinander umsetzen, sondern je nach Löslichkeit, Druck, Temperatur und anderen Verhältnissen beeinflussen sich nur bestimmte Verbindungen, während andere im wesentlichen unverändert bleiben. Zweitens scheint mir nur auf Grund der Determinantenlehre eine Vererbung somatischer Veränderungen denkbar, und da ich auf diese Annahme zum Verständnis der phyletischen Entwickelung der Organismen nicht verzichten kann[2]), so gebe ich die Determinanten nicht eher auf, als bis zwingende Gründe hierzu vorliegen. Das ist der Grund, weshalb ich die Hatschek'sche Theorie einer genauen Kritik unterzogen habe, denn Hatschek behauptet, das Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften ohne deterministische Ideen theoretisch lösen zu können. Seine ganze Theorie ist ein direkter Vorstoß gegen die Determinantenlehre, wie schon der erste Satz des Vorworts klar und deutlich erkennen lässt, welcher lautet: „die Ideen des vorliegenden Vortrages wenden sich vornehmlich gegen die „Determinantenhypothesen", durch welche die alte Präformationslehre in einem gewissen Sinne ihre moderne Wiederholung gefunden hat."

Nun ergibt aber meine frühere Kritik und das hier Gesagte,

1) Jensen, P., Organische Zweckmäßigkeit, Entwickelung und Vererbung vom Standpunkte der Physiologie. Jena, G. Fischer, 1907. (Ausführliches Referat im Arch. f. Rassenbiol. IV, 1907 p. 228—232.)

2) Siehe darüber mein Buch: Bedeutung des Darwin'schen Selektionsprinzips und Probleme der Artbildung. 2. Aufl., Leipzig, Engelmann, 1903. In der im Druck befindlichen dritten Auflage werden diese und andere Vererbungsfragen sehr ausführlich erörtert.

dass die Generatültheorie durch und durch deterministisch gedacht ist. Man braucht bloß den oben sub 3 zitierten Satz zu lesen, um sich zu überzeugen, dass ein bestimmter „Bezirk des Generatüls" „genetisch für die spezifischen Eigenschaften des Ergatüls bestimmend" ist. Diese Bezirke entsprechen begrifflich den Determinanten, welche auch nichts weiter sind als Atomgruppen mit spezifischer Wirksamkeit. Obwohl mir dies sonnenklar zu sein scheint, behauptet Hatschek neuerdings (p. 319), seine „Bezirke" seien keine Determinanten. Diese seien nach allgemeiner Annahme „voneinander unabhängige lebendige Teilchen", während seine Atombezirke Teile des Biomoleküls seien und als solche an und für sich nicht die Eigenschaft lebendiger Substanz besäßen. Nun, tot sind diese Bezirke sicherlich nicht, sonst würden sie verdaut werden, und was ihre Unabhängigkeit betrifft, so erinnere ich Hatschek an seine eigene Arbeit, wo er p. 27 schreibt: „Wir haben uns nun weiter vorzustellen, dass zweierlei Veränderungen des Generatüls, die an verschiedenen Stellen desselben lokalisiert sind, jede in einer anderen Art von Ergatülen funktionelle Änderungen bewirkt, die eine z. B. in jenen der Muskelsubstanz, die andere in jenen der Drüsensubstanz . . . In bezug auf die Zahl und Mannigfaltigkeit der am Molekül voneinander relativ unabhängig auftretenden Änderungen sind sehr weitgehende Annahmen gestattet, aus dem Grunde, weil eben unseren Vorstellungen über die Komplexität des Moleküls der allerweiteste Spielraum freisteht." Ein größeres Zugeständnis an die Unabhängigkeit der Bezirke wird kein Determinist verlangen. Bleibt also der einzige Unterschied: Hatschek fasst die Vererbungssubstanz in ihrer letzten Einheit als ein sehr kompliziertes Molekül auf, daher sind seine spezifisch wirkenden Teilchen Atomgruppen, während die übrigen Theoretiker das Keimplasma als eine zusammengesetzte Verbindung ansehen, in denen die Determinanten Molekülgruppen bilden. Dieser Unterschied ist natürlich bei derartigen rein hypothetischen Gebilden völlig belanglos.

Ich wende mich nun zum zweiten Punkte: was leistet die Theorie für die Erklärung der Vererbung erworbener Eigenschaften? Befriedigt sie die Erwartungen, die man auf diesem vielumstrittenen Gebiet billigerweise hegen muss? Ich habe oben gesagt, dass meines Erachtens nur auf dem Boden der Determinantenlehre eine solche Lösung prinzipiell möglich ist, und da ich eben gezeigt habe, dass entgegen der Hatschek'schen Auffassung die Generatültheorie durch und durch deterministisch ist, so wäre also nach dieser Richtung hin nichts gegen sie einzuwenden. Trotzdem habe ich sie abgelehnt und muss auch im folgenden auf diesen Standpunkt beharren.

In dem oben erwähnten Buche habe ich einige Gedanken angedeutet, die im folgenden erweitert werden sollen, über die Art,

wie eine somatische Veränderung auf die Keimzellen übertragen werden kann. Ich gehe dabei von der wohl allgemein akzeptierten Ansicht aus, dass der Kern die physiologischen Leistungen der Zelle beherrscht. Daraus folgt, dass wenn eine Zelle durch einen von außen kommenden Reiz zu Neubildungen oder veränderten Lebenserscheinungen gezwungen wird, dieser Reiz zunächst auf den Kern einwirken muss und dass dann erst infolge dieser Kernbeeinflussung die Reaktion des Zellplasmas eintritt. In der Sprache der Determinantenlehre heisst dies: der Außenreiz wirkt zuerst auf die im Kern befindliche Determinante der Zelle und diese zwingt das Cytoplasma zu veränderter Tätigkeit und ruft so die sichtbare Neubildung hervor. Gehen wir weiter davon aus, dass in allen oder wenigstens in den meisten Kernen sich das ganze Keimplasma, also der gesamte Determinantenkomplex befindet, so bleibt zu erklären, warum der auf eine Zelle wirkende Außenreiz immer die zu dieser Zelle resp. zu diesem Gewebe gehörige Determinante beeinflusst und nicht etwa eine oder mehrere von ganz anderen Gewebesorten. Da liegt die Annahme nahe, dass die zugehörige Determinante sich in ihrer Zelle stets in einem besonders empfindlichen und aktiven, alle übrigen Determinanten sich in einem mehr oder weniger passiven, inaktiven Zustande befinden.

Hinsichtlich dieser Grundanschauungen differiere ich nun etwas von Hatschek. Er nimmt an, dass der Außenreiz zuerst auf das Ergatül, also auf das Zellplasma einwirkt, dass dieses dadurch zur Bildung eines besonderen chemischen Stoffes, des Ergatins, veranlasst wird und dass dieses Ergatin dann den zugehörigen Atombezirk (alias Determinant) modifiziert, was weiter auf das Ergatül zurückwirkt und damit die Neubildung erzeugt. Diese Auffassung erscheint mir nicht haltbar, denn erstens widerspricht sie der auch von Hatschek angenommenen Ansicht von der Oberherrschaft des Kerns (Generatüls), und zweitens ist nicht einzusehen, warum das Ergatül, wenn es auf den Außenreiz selbständig mit der Bildung eines Ergatins reagieren kann, nicht auch sofort selbständig die Neubildung zu bewirken vermag. Es könnte sich ja den ganzen Umweg der Ergatinbildung sparen. Dies ist ein weiterer Grund für mich, die Ergatintheorie abzulehnen, abgesehen von dem schon früher betonten Haupteinwand, dass solche chemische Plasmaprodukte doch kaum unverändert bis zu den Kernen der Keimzellen durch das Blut und die Körpersäfte transportiert werden können, um hier die adäquate Veränderung derselben Atombezirke zu bewirken, wenigstens nicht, wenn eine größere Zahl von Geweben sich gleichzeitig verändert. Man denke an das bekannte Beispiel des sich allmählich vergrößernden Geweihes des Riesenhirsches. Wie viele Knochen, Muskeln, Blutgefäße und andere Organe — streng genommen der ganze Organismus — müssten

hierbei umgestaltet werden und zwar annähernd gleichzeitig. Jeder sich verändernde Teil müsste sein spezifisches Ergatin produzieren und zwar durch Generationen hindurch, weil ja in den Keimzellen die Wirkung sich erst nach und nach verstärkt, und alle diese Stoffe müssten im Blute kreisen, ohne sich chemisch umzusetzen. Das scheint mir eine unmögliche Annahme zu sein, die allen derartigen schon mehrfach vor Hatschek geäußerten Ansichten einer Übertragung der erworbenen Eigenschaft durch chemische Reizstoffe auf dem Wege der Blutbahnen den Boden entzieht. Dies schließt natürlich nicht aus, dass ein Organismus an einige solche innere Sekretionen, wie an das Thyrojodin der Schilddrüse, angepasst ist und sie regelmäßig verwertet. — Endlich sehe ich ein schwerwiegendes Bedenken darin, dass Hatschek uns nicht verständlich macht, warum das Ergatin immer in erster Linie auf den seinem Ergatül entsprechenden Atombezirk des Generatüls einwirkt und nicht auf irgendwelche andere Bezirke. Die Ergatine müssen verschieden ausfallen je nach der Qualität der Reize, welche das Ergatül treffen, aber trotz dieser chemischen Verschiedenheit sollen sie „infolge ähnlicher Atomanordnung“ immer wieder denselben Bezirk verändern und die übrigen intakt lassen. Das ist eine höchst unwahrscheinliche Annahme, denn chemische Körper, z. B. Salzsäure, Schwefelsäure, wirken nicht bloß auf Substanzen von ähnlicher Atomstruktur. Einen solchen Satz, dass nur ähnlich strukturierte Körper aufeinander wirken, kennt die Chemie nicht. Diese vier Bedenken machen meines Erachtens die Hatschek'sche Vorstellung von Ergatinen unmöglich.

Geht man nun von den oben skizzierten Grundanschauungen aus und sieht man zunächst ganz davon ab, wie (ob durch Blut oder Nerven oder durch elektrische Ströme oder sonstwie) die Übertragung vom Soma auf die Keimzellen stattfindet, so ergeben sich zwei prinzipielle Möglichkeiten, die ich früher als Vererbung durch „Leitungsreize“ und durch „Simultanreize“ bezeichnet habe. Beim Simultanreiz dringt der von außen (Temperatur, Druck etc.) oder von innen (Reiz der Nahrung, der Funktion) kommende Reiz zu dem betreffenden somatischen Gewebe, aber — mehr oder minder gleichzeitig — auch bis zu den Genitalzellen vor und kann also hier wie dort die homologen, für ihn besonders empfindlichen Determinanten verändern. Detto braucht für diesen Vorgang die ganz passende Bezeichnung „parallele Induktion“. Beim Leitungsreiz hingegen dringt der von außen oder innen kommende Einfluss nur bis zu dem betreffenden somatischen Gewebe vor und verändert die somatische Determinante, diese Veränderung aber wird durch eine besondere organische Leitung, die ihrer feineren Natur nach noch unbekannt ist, auf die homologen Determinanten übertragen (somatische Induktion, Detto). Wenn in einem Saale 20

Klaviere stehen und ich schlage auf einem eine Saite an, so klingt dieselbe Saite in den übrigen 19 Instrumenten mit an. In ähnlicher Weise wäre ein Mitschwingen der korrespondierenden genitalen Determinanten denkbar, wenn die somatischen durch Reiz verändert werden und zwischen ihnen eine organische Reizleitung irgendwelcher Art besteht. Die Übertragung des Reizes durch Ergatine würde auch hierher gehören, was ich hervorhebe, weil Hatschek meine etwas knappen Ausführungen nicht ganz richtig verstanden hat und jenen Modus eher zu den Simultanreizen rechnen möchte. In beiden Fällen handelt es sich um eine gleichsinnige Veränderung homologer Determinanten, aber bei den Simultanreizen sind diese Veränderungen voneinander unabhängig und werden bewirkt durch die gleiche Ursache, während bei den Leitungsreizen die somatische Veränderung zum genitalen Keimplasma weitergeleitet wird.

Es ergibt sich nun die prinzipiell sehr wichtige Frage, darf man bei Simultanreizen überhaupt noch von einer „Vererbung erworbener Eigenschaften" sprechen. Weismann verneint diese Frage und sagt in seinen Vorträgen über Deszendenzlehre (1. Aufl., Bd. V, 1902, p. 308. — 2. Aufl., Bd. II, 1904, p. 230) bei Besprechung der Temperaturexperimente an Schmetterlingen: „So wird es verständlich, dass somatische Veränderungen wie die Schwärzung der Flügel durch Wärme sich scheinbar direkt vererben und häufen können im Laufe der Generationen; in Wahrheit ist es nicht die somatische Abänderung selbst, welche sich vererbt, sondern die ihr korrespondierende, von demselben äußeren Einfluss hervorgerufene Abänderung der entsprechenden Determinanten im Keimplasma der Keimzellen, der Determinanten der folgenden Generation." Ihm schließt sich Detto[1]) (p. 200) in seinem vortrefflichen, noch viel zu wenig gewürdigtem Buche über die Theorie der direkten Anpassung an, indem er dieselben Experimente mit den Worten beurteilt: „es wird also nur der Schein einer Vererbung erweckt, der zustande kommt durch die gleichartige Umstimmung qualitativ gleichartiger Dispositionen. Das Wesentliche in diesem Vorgange ist also die gleichartige Reaktion gleichartiger Anlagen auf gleiche Reize." Also diese beiden Autoren und ebenso der jüngste Schriftsteller auf diesem Gebiete, Rignano[2]), sehen hierin nur eine Scheinvererbung. Ich bin anderer Ansicht. Vererbung heisst, dass eine neue, wirklich zum Organismus gehörige (nicht etwa durch Parasiten hervorgerufene) Eigenschaft in einer Generation infolge eines Reizes auftritt

1) Detto, C., Die Theorie der direkten Anpassung. Jena, G. Fischer, 1904.

2) Rignano, E., Über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Hypothese einer Zentroepigenese. Leipzig, W. Engelmann, 1907, siehe p. 187.

und dann in den folgenden Generationen sich wiederholt, ohne dass der betreffende Reiz wiederkehrt[1]). Der Primärreiz übt mit anderen Worten eine Wirkung über viele Generationen aus und man könnte kurz sagen: jede Vererbung einer neuen Eigenschaft besteht in einer sich über viele Generationen erstreckenden Reizwirkung. Die neue Eigenschaft wird stets am Soma sichtbar, aber eine genauere Überlegung zeigt, dass der Primärreiz entweder zuerst das genitale Keimplasma oder zuerst das Soma affiziert haben muss[2]). Im ersteren Falle sprechen wir von einer „angeborenen", im letzten von einer „erworbenen" neuen Eigenschaft. Beide Modi fallen gleich gut unter den Begriff der Vererbung und es wäre ganz unnatürlich, den einen Fall auszuschalten. Man müsste dann dem Begriff der Vererbung eine theoretisch eingeengte Fassung geben und etwa sagen: von Vererbung darf nur dann gesprochen werden, wenn angenommen werden kann, dass die neue Eigenschaft einer Veränderung des Keimplasmas ihren Ursprung verdankt, oder kürzer: Vererbung ist die regelmäßige Wiederholung blastogener Merkmale. Ein solches Vorgehen wäre unnatürlich, weil Vererbung ein allen Tier- und Pflanzenfreunden, den Gelehrten wie den Praktikern, geläufiger Begriff ist, der nicht willkürlich beschränkt werden darf durch hypothetische Vorstellungen. Wenn also eine Schmetterlingspuppe durch einen Temperaturreiz einen Falter mit aberrativer Färbung liefert und wenn diese Aberration trotz Aufzucht bei normaler Temperatur in der nächsten Generation wiederkehrt, so liegt hier zweifellos für die natürliche und ungekünstelte Auffassung ein Fall von Vererbung einer erworbenen Eigenschaft vor. Da die Deutung der Fischer'schen Experimente wohl nicht zweifelhaft sein kann, so ist es also meines Erachtens bewiesen, dass durch Simultanreiz eine Vererbung einer erworbenen Eigenschaft möglich ist. Fraglich ist nur noch, ob eine solche Vererbung auch bei funktionellen Reizen auf dem Wege der somatischen Leitung möglich sein kann. Diese Frage muss bejaht werden, wie ich in der zitierten Neuauflage meines Buches zeigen werde.

In den obigen Sätzen von Weismann und Detto spricht sich noch ein anderer Irrtum aus. Sie wollen eine Vererbung nicht anerkennen, weil homologe Determinanten durch den gleichen Reiz

---

1) Ich sehe hier ab von dem allgemeinsten Begriff der Vererbung, der regelmäßigen Wiederkehr von bestimmten Eigenschaften in den aufeinanderfolgenden Generationen und zwar solcher, die nicht durch äußere Faktoren, sondern durch die im Ei schlummernden Kräfte hervorgerufen werden und beschränke mich auf die Vererbung neuer Eigenschaften.

2) Der Ausdruck „Simultanreiz" ist streng genommen nicht richtig, denn eine völlige Gleichzeitigkeit kann nicht eintreten. Zuerst muss der von außen kommende oder auch der funktionelle Reiz das Soma treffen. Der von Detto gebrauchte Ausdruck „parallele Induktion" ist in dieser Hinsicht vorzuziehen.

gleichartig verändert worden sind. Umgekehrt meine ich, dass eine Vererbung, d. h. die Wiederholung derselben Struktur in zwei oder mehreren Generationen gerade voraussetzt, dass sich dieselben Prozesse wiederholt haben, denn sonst wäre ja die Übereinstimmung nicht zu verstehen. Die ganze Determinantenlehre hat nur deshalb eine so große theoretische Bedeutung, weil sie uns gestattet, mit solchen korrespondierenden Teilchen im Ei und im erwachsenen Organismus zu rechnen, welche derselben Veränderung fähig sind.

Zusammenfassend möchte ich sagen: die Hatschek'sche Generatültheorie ist durch und durch deterministisch gedacht, obwohl ihr Autor dies bestreitet[1]). Sie entspricht in dieser Hinsicht der Vorbedingung, welche jede Theorie zur Erklärung einer Vererbung erworbener Eigenschaften haben muss. Trotzdem ist sie abzulehnen, denn die Ergatine sind nicht geeignet zur Übertragung einer somatischen Erwerbung auf die Keimzellen. Bis jetzt existiert überhaupt keine Theorie, welche uns die Art dieser Übertragung verständlich macht. Trotzdem ist die Möglichkeit einer solchen Vererbung für die sogen. Simultanreize erwiesen.

Zur Knospung und Hodenbildung bei Hydra.

Von M. Nussbaum.

Zu den Angaben A. Mrázek's[2]) bemerke ich nach meinen Notizen aus dem Jahre 1892, indem ich wörtlich zitiere:

„An einer von zwei aus einem = männlichen = Aquarium am 5. Mai 1892 isolierten Hydren mit sieben Hoden ist am 6. Mai eine Knospe gewachsen. Dieser *Hydra* ist ein Tentakel abgerissen, der mit zwei daran haftenden Daphnien sich im Behälter bewegt; ein Stumpf des Tentakels ist am Polypen erhalten.

Am 7. Mai sitzt an der Knospe ein großer Hoden, der am Tage zuvor an ihrer Basis sich befand, so dass jetzt nur noch sechs

1) Dasselbe muss auch von dem eben erwähnten jüngsten Versuch einer Hypothese zur Erklärung der Vererbung funktioneller Reize gesagt werden. Rignano bezeichnet ihn freilich als „Hypothese einer Zentroepigenese" und lehnt alle präformistischen Keime ab. Aber seine „Keimsubstanz", die sich im Innern und in der Symmetrieebene des Körpers befindet, von wo aus sie die ganze Ontogenese und alle Lebenstätigkeiten beherrscht, besteht aus zahllosen „spezifischen potentiellen Elementen", welche durch die funktionellen Reize gebildet werden, indem diese „nervöse Ströme" bis zur Keimsubstanz senden. Umgekehrt können diese „nervösen elementaren Akkumulatoren", wie der Verfasser sie auch nennt, spezifische Ströme an das Soma während der Ontogenese abgeben und dadurch dieselben Bildungen wieder hervorrufen. Wegen weiterer Einzelheiten verweise ich auf mein Referat im Archiv für Rassenbiologie, Bd. IV, 1907. Hier sei nur betont, dass diese potentiellen Elemente wegen ihrer Spezifität im wesentlichen mit den Determinanten übereinstimmen.

2) Biol. Centralbl. 15. Juni 1907, 27. Bd., S. 392.

Hoden an dem ursprünglich nicht knospenden und zuvor mit sieben Hoden besetzten großen Polypen zurückgeblieben sind.

Hier ist also das Wandern eines Hodens auf eine in der Entstehung begriffene Knospe direkt beobachtet worden. Die Knospe hatte am 7. Mai drei kurze Tentakel.

Der abgerissene Tentakel bleibt in dem mit Wasserpflanzen besetzten kleinen Aquarium allein zurück; die Polypen werden entfernt. Am 24. Mai ist von dem isolierten Tentakel nichts mehr nachzuweisen.

Ein am 23. Mai 1892 unterhalb zweier Knospen abgeschnittener Fuß von *Hydra fusca* ist am 24. Mai, also am folgenden Tage, zum Rohr geschlossen und hat neue Tentakel gebildet."

Inwieweit äußere Einflüsse das Geschlecht bestimmen, kann, wie Mrázek richtig hervorhebt, nur an der Hand des Experiments erkannt werden; es liegt also kein Grund vor, diese Frage hier zu diskutieren, da Mrázek nur über Beobachtungen in der freien Natur und großen Bassins berichtet, die alle richtig sind, zur Lösung des Problems von der Entstehung des Geschlechts aber nicht verwertet werden können.

Universelle und spezialisierte Kaubewegungen bei Säugetieren.

Von Dr. Wilhelm Lubosch,
a.-o. Professor an der Universität Jena.

(Schluss.)

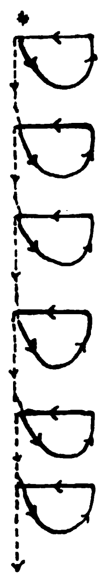
Wenn Flusspferde Heu fressen, so scheinen Seitenbewegungen beim Zerkleinern vorzukommen, indes ist Sicheres hier nicht festzustellen wegen der derben Haut, die das Spiel des Gelenkes verhüllt und der mächtigen Lippen, die den Rand des Unterkiefers bedecken.

Deutlichere Kaubewegungen zeigen nun die Perissodactylier, von denen ich das Rhinozeros und den Tapir schildern möchte. Überraschendes war zunächst bei einem alten *Rhinoceros indicus* zu sehen. Die Kaubewegung dieses Tieres war in keiner Weise von der eines echten Wiederkäuers zu unterscheiden. Deutlich waren die drei einzelnen Linien der Bewegung zu unterscheiden, die der Unterkiefer maschinenmäßig, unter heftigem Fauchen und Schnauben des Tieres ausführte. Der taktmäßige Ablauf dieses Kauens war weithin zu hören, selbst wenn man ihn nicht sah. Die Seitwärtsbewegung (*II*) wird hier sehr weit ausgeführt, so weit, bis der seitliche Rand des Unterkiefers unter dem Nasenloche steht. Bemerkenswert war, dass dieses alte Rhinozeros stets nur auf einer Seite (von links nach rechts und zurück) kaute. Hieran war vielleicht sein Alter und die Beschaffenheit seiner Zähne schuld. Den-

noch bot die Bewegung etwas Auffallendes, was die eigentlichen Wiederkäuer nicht zeigten: Wenn nämlich der Unterkiefer zur Bewegung *I* heruntergeklappt ist, so steht er nicht horizontal, sondern schief und zwar so, dass die Seite, nach der hin die Bewegung *II* erfolgen soll, tiefer steht. Besonders schön ist dies zu sehen, wenn das Tier härtere Nahrung, z. B. Rüben zerkleinert. Hierbei schaukelt der Unterkiefer bei seiner horizontalen Bewegung wie ein Schiff um eine Achse, die parallel der Zunge verläuft.

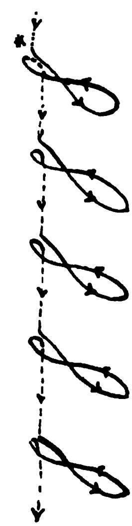
Es lässt sich nun nicht sagen, ob alle indischen oder alle alten Rhinozerosse so kauen; jedenfalls fand sich bei einem jungen afrikanischen *Rhinoceros bicornis* die Bewegung wesentlich anders. Vorhanden war auch hier die Phase, in der die eine Zahnreihe des Unterkiefers gegen die entsprechende des Oberkiefers schiebend eingesetzt wurde. Bei gewissen Stellungen des Tieres machte diese Bewegung auch den Eindruck lateraler Verschiebung nach Art der Phase *III* der Giraffe. Aber es fehlte das weite Ausholen der Vorbereitungsphasen (Fig. 8).

Fig. 8.



Rhinoceros bicornis von vorn.

Fig. 9.



Rhinoceros bicornis von hinten.

Dagegen war bei anderen Stellungen des Tieres zu erkennen, dass die Öffnungsbewegung mit einem Zurückziehen des Unterkiefers verbunden war, so dass also hier die Seitenbewegung, z. B. von rechts nach links kombiniert ist mit einer posteroanterioren von rechts hinten nach links vorn — eine Bewegung, die wir in der oben erwähnten Schiefstellung des Unterkiefers beim indischen Rhinozeros als eben angedeutet erkennen können (Fig. 9).

Was sich nun beim afrikanischen Rhinozeros noch nicht völlig klar erkennen lässt, das zeigt in größerer Klarheit der Tapir. Betrachtet man bei einem fressenden *Tapirus americanus* den Kopf von unten her, so sieht man die Hauptbewegung von hinten nach vorn erfolgen, wobei der Unterkiefer aber gleichzeitig leicht nach der Seite geschoben wird. Die Öffnung des Mundes verbindet sich dann mit einem Zurückgleiten des Unterkiefers nach der anderen Seite, bis zur Ausgangsstellung. An die Wiederkäuerbewegung erinnert eigentlich nur noch der Rhythmus, die Benützung ein und derselben Seite für längere Zeit und die leichten Seitenbeweguugen. Im übrigen ist jedoch die anteroposteriore Bewegung vorherrschend geworden und die Seiten-

bewegung dieser Tiere erinnert schon beträchtlich an die Mahlbewegungen der Affen und Primaten. Ein Schabrackentapir zeigte übrigens dieselben Bewegungen. Ein günstiges Beobachtungsobjekt war auch ein junger Elefant. Für gewöhnlich sieht man bei den Elefanten nur eine scharnierartige Bewegung des Gelenkes. Wurde aber dieses junge Tier mit Heu gefüttert und hob es seinen Rüssel in die Höhe, wie es zufällig mit Vorliebe tat, so konnte man deutlich sehen, dass beim Kauen der Unterkiefer fast gleichmäßig von hinten nach vorn geschoben wurde, aber doch nicht so gleichmäßig, dass beide Seiten ununterschieden gewesen wären. Vielmehr wurde — ähnlich, aber schwächer als beim Tapir — der Unterkiefer zum Abschluss der Bewegung abwechselnd bald nach links bald nach rechts gegen den Oberkiefer eingeschoben, womit widerlegt ist, dass der Elefant, wie die Nagetiere, eine reine Vor- und Rückwärtsbewegung ausführe.

Wir konnten also bei den Artiodactyliern und mehr noch den Perissodactyliern ein Zurücktreten der typischen Ruminantierbewegung und eine Annäherung an die Mahlbewegung der Primaten erkennen, in die jene spezielle Phase des Wiederkäuermahlens einbezogen worden war. Mit den Elefanten wurde das Gebiet der eigentlichen Huftiere verlassen; und da stellte sich eine Bewegung ein, die so sehr das Mahlen der Zahnreihen dieser Tiere beherrscht, dass man sie irrtümlich mit der Kaubewegung der Nagetiere schlechthin verglichen hat. In diesem Zusammenhange ist nun das Kauen des *Hyrax* interessant. Der völlig unbefangene, erfahrene Wärter dieser Tiere bestätigte die von mir gemachten Beobachtungen, wonach die Bewegungen des Unterkiefers folgendermaßen geschehen. Unter heftigen, man könnte sagen vibrierenden Bewegungen wird der Unterkiefer von hinten nach vorn, gleichzeitig von unten nach oben und von rechts nach links (oder umgekehrt) geschoben. Sieht man diese Bewegung oberflächlich an, so ist sie von der eines Kaninchens oder eines Bibers schwer zu unterscheiden, doch treten die damit kombinierten Seitenbewegungen bei aufmerksamer Beobachtung durchaus deutlich hervor.

III.

Funktionen zum Ausgang morphologischer Vergleichungen zu machen, ist gemeinhin nicht statthaft, weil viele Organe ähnlich funktionieren können, ohne morphologisch gleichwertig zu sein. Bewegungen indes könnte man eine Ausnahmestellung zuerkennen, denn die Art der Gelenkbewegung ist streng durch anatomische Gestaltung der Gelenkflächen verursacht. Die Funktion muss sich entsprechend anatomischen Änderungen gleichfalls ändern. Die Lokomotion z. B. ist nichts anderes als die Summe der durch die

Einzelbewegungen gegebenen Wirkungen. Sie hängt von dem Bau des Skelettes, der Muskulatur und den Proportionen der Familien, Gattungen, Arten und Individuen ab. Sie gewinnt noch dadurch an Bedeutung, dass sie offenbar bis in feinere Einzelheiten hinein erblich ist, eben infolge der Erblichkeit des sie bedingenden anatomischen Substrates. Jedem Reiter ist die individuelle Bewegungsart der Pferde bekannt; jeder Mensch zeigt an sich selbst die Individualität und auch Erblichkeit seiner Bewegungen. Eine Wertschätzung wird also der willkürlichen Bewegung der Tiere bei ihrer Vergleichung nicht abgesprochen werden können. Es wäre z. B. an die oft hervorgehobene allmähliche Ausbildung des tetrapoden Ganges zu erinnern, an die allmähliche Ausschaltung des Rumpfes und Schwanzes bei der Lokomotion. Immerhin aber ist zu betonen, dass es natürlich verkehrt wäre, nur auf Bewegungen sich in Vergleichen zu stützen, und dass die Kenntnis der Bewegungen wertlos wäre, wenn wir nicht andere, sicherer fundierte Grundlagen der Vergleichung besäßen. Wo wir aber solche haben, werden uns genaue Analysen charakteristischer Bewegungen manchen wertvollen Hinweis auf unseren weiteren Weg liefern.

Mit der auf den vorhergehenden Seiten gegebenen Schilderung charakteristischer Kaubewegungen habe ich zunächst den Zweck verfolgt, zu zeigen, dass auch bei dem Kiefergelenk der Weg vom universellen Gelenk zum spezialisierten führt. Dies wäre jetzt zunächst näher zu erläutern. Wir finden in dem vorliegenden Material zugleich die Wege dieser Erläuterung enthalten. Was nämlich erstens die Marsupialier anlangt, so ergibt sich die Aufgabe, die Kaubewegungen ihrer Stammform festzustellen und die Kaubewegung der rezenten Formen mit jener zu vergleichen. In betreff der Ungulaten liegt zweitens die entgegengesetzte Aufgabe vor, bei Kenntnis des Kauaktes ihrer primitiven Formen den Weg zu dem der jüngeren zu verfolgen.

Die Kaubewegung ist nichts anderes als die Wirkung der Anpassung des Tieres an eine bestimmte Nahrung. Zur Bewältigung einer bestimmten Nahrung wird das Gebiss in bestimmter Weise modifiziert. Das Kiefergelenk weiterhin muss durch seine Einrichtung dem Gebiss Spielraum gewähren, seine ganze mechanische Wirksamkeit zu entfalten. Man hat bekanntlich aus den fossilen Gebissen stets versucht, auf die Lebensweise der ausgestorbenen Besitzer dieser Gebisse zu schließen. Unter der Voraussetzung, dass ein bestimmtes Gebiss eine bestimmte Bewegung hervorruft und somit ein bestimmtes Gelenk erfordert, wird man aber auch nach der anderen Richtung hin aus fossilen Gebissen dort, wo das Kiefergelenk nicht erhalten ist, auf seinen Bau schließen können. Endlich wird man die Voraussetzung machen können, dass wenn rezente Tiere in ihrer Nahrung konservativ geblieben sind, auch

ihr Gelenk sich wenig von dem ihrer gleich sich nährenden Vorfahren entfernt haben wird. Dies sind Voraussetzungen und Anschauungen, wie sie sich notwendig aus der bestehenden Korrelation zwischen Nahrung, Gebiss und Gelenk ergeben.

Für die Abstammung der Beuteltiere können wir als sicher annehmen, dass ihr Ausgangspunkt bei Tieren liegt, die in der Kreidezeit gelebt haben. Haeckel[1]) bezeichnet sie als „*Prodidelphia*", Max Weber[2]) neuerdings als „*Marsupialia primitiva*". Haeckel nennt seine Prodidelphier „insektivor" (p. 580) und lässt sie mit „insektivorem oder omnivorem" Gebiss versehen sein (p. 482). Weber vertritt die Anschauung, dass die „*Marsupialia primitiva*" und „*Insectivora primitiva*" bereits im Jura auseinandergegangen, in älterer Zeit aber durch ihre Vorfahren inniger vereinigt gewesen seien (p. 359). Auf alle Fälle ist die alte Ansicht, die schon Huxley[3]) vor vielen Jahren geäußert hat, heute so gesichert wie je, dass nämlich den Insektivoren eine große Bedeutung für die Erkenntnis der Abstammung der Säugetiere zukomme. Besonders bedeutungsvoll ist folgender Satz dieser alten Abhandlung (übersetzt): Unter den höheren Formen der Säugetiere . . . besitzen die Insectivora und Rodentier große Bedeutung. „Alles was in diesen Ordnungen als Variation der Gestalt erworben worden ist, trägt den Keim zu jeder speziellen Form der Primaten, Carnivoren und Ungulaten in sich" (p. 657). Vorher (p. 651) findet sich folgende wichtige Bemerkung: Die höheren Säugetiere besitzen nichts, was nicht schon bei den Insektivoren angedeutet ist. Carnivoren, Artiodactylier, Perissodactylier nähern sich gegen die Tertiärzeit hin weniger modifizierten Formen, die näher als an irgendeine andere Ordnung an die der Insektivoren herantritt. Huxley hält es allerdings nicht für richtig, diese Formen selbst als „Insektivoren" zu bezeichnen, da die „Insektivoren" selbst schon wieder differenziertere Formen sind. Auch unter den rezenten Marsupialiern gibt es nun aber Formen, die gleichfalls als Insektivoren bezeichnet werden können, nämlich die Phalangeriden. Es ist nicht richtig, sie „Fruchtfresser" zu nennen, wie es in zahlreichen Mitteilungen geschieht. Loennberg[4]) hat im Magen von *Petaurus* Chitinskelette von Poduriden gefunden und erklärt, dass dies Tier die Insekten aus Blütenkelchen und Spalten der Baumrinden hole. Broom[5])

1) Haeckel, Systematische Phylogenie Bd. III, Wirbeltiere. 1895.

2) Max Weber, Die Säugetiere. — Einführung in die Anatomie und Systematik der rezenten und fossilen Mammalia. Jena, Gustav Fischer, 1904.

3) Huxley, On the application of the laws of evolution to the arrangement of the vertebrata and more particularly of the Mammalia. Proc. zool. soc. London 1880.

4) Lönnberg, On some remarcable adaptations in diprotodont *Marsupialia*. Proc. Zool. Soc., London 1902, p. 28/31.

5) Vgl. S. 568 Anmerkung.

ist nun der Ansicht, dass auch die fossilen Phalangeriden fakultative Insektivoren gewesen seien, womit er ganz in Übereinstimmung mit meinen oben gegebenen Voraussetzungen sich befindet. Es spricht nun gleichzeitig manches dafür, dass die Phalangeriden sehr alte Formen sind (Weber, p. 353, Abs. 3, Haeckel, p. 484), die mit ihrem diprotodonten Gebiss sich direkt aus den „*Marsupialia primitiva*“ („*Prodidelphia*“ Haeckel's) entwickelt haben und nichts liegt näher, als aus der Summe dieser Einzelheiten zu schließen, dass das Kiefergelenk und die Kaubewegung der ältesten Marsupialier sich ähnlich wie bei den rezenten Phalangeridae verhalten habe, wenn natürlich auch nicht gesagt sein soll, dass nun die rezenten *Phalangeridae* uns darin unveränderte primitive Merkmale zeigen.

Was aber ist nun charakteristisch für die Kaubewegung der Insektivoren? Man kann sagen, dass kein insektivores Tier ohne mahlende Seitenbewegungen des Unterkiefers auskommen können wird, weil durch keine andere Bewegung eine Zermalmung der harten Chitinschalen herbeigeführt werden kann, und diese Ansicht deckt sich in der Tat mit der Vorstellung, die sich Loennberg (l. c. p. 26) nach der Beschaffenheit des Gebisses und der Zahnstellung vom Kauen der *Phalangeridae* gebildet hat. Unter allen Umständen müssen wir den primitivsten Marsupialiern ein universelles Kiefergelenk zuschreiben, ein Gelenk, das neben der Scharnierbewegung eine mahlende Seitenbewegung zuließ. An anderer Stelle habe ich auch die anatomische Beschaffenheit dieses Gelenkes erörtert: es ist ähnlich wie das der Insektivoren, Prosimier und Primaten gebildet und besteht aus einem flachen Gelenkhöcker, hinter dem eine Fossa glenoidalis und ein Processus articularis posterior liegt. Wir können wohl mit Recht dieses Gelenk als das universellste der Säugetierkiefergelenke betrachten. Führt es doch in seiner höchsten Ausbildung schließlich zum Gelenk des Menschen selbst hin.

Eine Scharnierbewegung, wie sie Thylacinus zeigt, kann hiernach, da wir ja eine monophyletische Entstehung der Marsupialier annehmen müssen — so primitiv sie erscheint — dennoch keine primitive Bewegung sein. Sie hat sich mit ihrem anatomischen Substrat, der querliegenden Rinne, erst aus einem universellen Gelenk dadurch spezialisiert, dass die Seitenbewegungen beim Übergang zu reiner Fleischkost mehr und mehr zurücktreten; völlig verschwunden sind sie nicht, wie ja die Beschreibung vorher gezeigt hat. Ein ähnlicher Prozess ist noch ein zweites Mal bei den Säugetieren aufgetreten, bei der Entstehung der Carnivoren aus älteren, kreodonten Tieren. Besonders die Bären sind hier interessant, die in mancher Hinsicht ja eine primitive Familie darstellen und die als Omnivoren in ihren Kaubewegungen ebenso, wie in dem Bau ihres Kiefergelenkes von den übrigen Raubtieren ganz prinzipiell

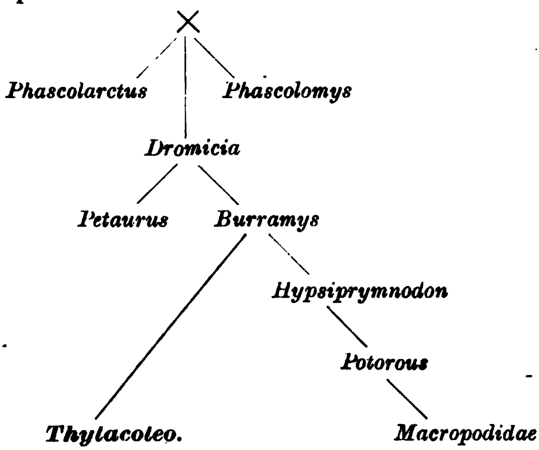
abweichen. Sie vollziehen seitliche Mahlbewegungen, namentlich wenn man sie beim Fressen von Rüben und Brot beobachtet. Ihr Gelenk stellt eine nach vorn verlängerte Grube und keine quere Rinne dar. Ja ich finde sogar bei Weber (l. c. p. 535) die Abbildung einer Schädelbasis vom Bären (nach Flower), bei der überhaupt in der Gelenkfläche der Typus der Raubtiere nicht mehr erkennbar ist, sondern eine Tuberculum articulare gezeichnet ist, wie es etwa bei anthropoiden Affen vorkommt. Ein solches Gelenk habe ich bei Bären allerdings bisher noch nicht gefunden. Aber die Abweichung vom Carnivorentypus besteht. Auch bei den Hyaenidae bestehen Abweichungen vom Carnivorentypus. Allerdings werden Untersuchungen der fossilen Vorfahren der Bärenfamilie noch beweisen müssen, dass hier wirklich durchgängig eine von der Form des rezenten Raubtiergelenkes abweichende Gelenkform vorliegt. Aber daran lässt sich nichts ändern, dass die Kreodonten selbst noch kein vollkommenes Raubtiergebiss hatten und dass sie zu anderen, herbivoren Formen nähere Beziehungen besaßen (Ungulaten Weber, p. 539 und p. 586 — insektivore und karnivore Didelphien (Haeckel, p. 583). Mit Sicherheit scheint mir die Annahme gestützt zu sein, dass eine spezialisierte Gelenkform und Gelenkbewegung wie bei echten karnivoren Tieren niemals primitiv vorgekommen, sondern stets sekundär erworben worden, aus einer universellen Gelenkform und -bewegung entstanden ist.

Aber die „latenten Funktionen“ eines uralten phalangeridenartigen Gelenkes sind damit nicht erschöpft. Bekanntlich besteht eine Meinungsverschiedenheit darüber, ob *Thylacoleo* ein herbivores oder karnivores Beuteltier gewesen sei. Der neueste Bearbeiter dieser Frage, Broom (98)[1]) meint, dass innerhalb einer Gruppe mit bestimmter Lebensweise und besonders charakteristischer Bezahnung eine Form mit derselben Bezahnung sehr wohl zu abweichender Lebensweise gelangen und dass eine diprotodonte Bezahnung sich karnivorer Lebensweise anpassen könne. So habe sich hier aus einem zu den *Phalangeridae* gehörigen fruchtfressenden Tier ein grasfressendes und schließlich ein fleischfressendes Beuteltier entwickelt. Setzen wir die von Broom begründete Ableitung von *Thylacoleo* als zutreffend voraus, so haben wir zum mindesten die Tatsache als sicher anzusehen, dass aus dem Geschlechte der Phalangeriden eine ganz spezialisierte, in seiner Lebensweise uns unbekannten Verhältnissen angepasste Form entstanden ist, die vielleicht karnivor war, jedenfalls aber, wenn sie es war, es in anderer Weise, mit anderem Gebiss und vielleicht anderem Gelenk — dies ist

---

1) Broom, On the affinities and habits of Thylacoleo. Proc. Linnean Soc. N. S. Wales, Bd. 23, 1898, p. 64.

noch nicht beschrieben — gewesen ist, als die echten karnivoren Marsupialier.



Dies führt uns auf die Würdigung der beiden anderen spezialisierten Formen der Beuteltiere, nämlich der *Macropodidae* und *Phascolomyidae*. Es besteht kein Zweifel darüber, dass sie jüngere Familien sind und in engerer Verwandtschaft zu den *Phalangeridae* stehen. Aber in jeder dieser beiden Familien hat die Bezahnung merkwürdige Umwandlungen erfahren. Bei den Känguruhs sind die Molares wenig verändert; dagegen besitzen sie schneidende Prämolares und die merkwürdigen unteren Incisivi mit schneidendem innerem Rande. Bei *Phascolomys* ist die viel tiefer eingreifende Umwandlung der Zähne in wurzellose Zähne erfolgt. In beiden Fällen ist die Ursache dieser Umbildung im Übergang von karpophager zu herbivorer Diät zu suchen, der die Phalangeriden ausgesetzt waren, als sie vom Baumleben zur Besiedelung der Grasebenen gezwungen waren[1]). Bei den Känguruhs eignen sich die schneidenden Instrumente der Mundhöhle zur Zerkleinerung der Grashalme, Blütenstengel, Wurzelfasern, während die Mahlzähne ähnlich wie bei den Phalangeriden die Nahrung zermalmen. Auffälligerweise konnten wir nun bei den Känguruhs das Obwalten einer sehr eigentümlichen Kaubewegung nachweisen[2]), die an die

---

1) Dollo (Les ancêtres des Marsupiaux étaient-ils arbicolaires? — Travaux de la Station zoologique de Vimereux Tome VII, p. 188 ff., Paris 1899) ist der Ansicht, dass die Marsupialier ursprünglich Baumbewohner waren, also nicht den direkten Ausgangspunkt der Placentalier gebildet haben können. Er würde sich hierin mit der Auffassung von Max Weber berühren.

2) Die merkwürdige, von Murie und Bartlett (On the movement of the Symphysis of the lover jaw in the Kangoroos, Proc. royal soc., London 1866, p. 28 ff.) beschriebene Bewegung der beiden Unterkieferhälften gegeneinander ist oben erwähnt worden. Es zeigt sich hierdurch, dass bei den Känguruhs die Spezialisierung der Bewegung noch nicht so weit geführt ist, wie bei den Ruminantiern.

Kautätigkeit mancher Wiederkäuer erinnert, nur mit dem Unterschiede, dass es nicht die einzige Zerkleinerungsbewegung wie eben bei den Ruminantiern, ist. Das ist nun sehr lehrreich, weil offenbar die einseitige Ernährung mit zellulosereichem, vegetabilischem Material zwei ganz verschiedene Tierordnungen gleichsam instinktiv zu denjenigen Kaubewegungen zwingt, die die günstigste Ausnützung der Nahrung herbeiführen. Weiter ist es nun aber sehr auffällig, dass sofort das Gelenk der *Macropodidae* darauf reagiert, indem es sich dieser spezialisierten Bewegung anpasst und eine Form annimmt, eben wie sie sonst nur noch bei Ruminantiern vorkommt. (Dies ist nicht ganz genau, da ich bei *Orycteropus* eine ähnliche Form des Gelenkes gefunden habe.)

Was den Wombat anbelangt, so muss aus seiner von der der Känguruhs verschiedenen Bezahnung auch auf eine von der ihrigen abweichende Lebensweise geschlossen werden, obwohl mir spezielle Angaben darüber nicht bekannt geworden sind. Wahrscheinlich lebt er von Wurzeln, die er aus dem Sande ausgräbt, da seine Zähne Risse von Sandpartikeln aufweisen. Auch habe ich persönliche Erfahrungen über die Kaubewegung des lebenden Wombat nicht sammeln können, ebensowenig wie sie von anderen beschrieben worden sind. Der Bau seines Gelenkes findet Analogien nur bei Nagetieren, allenfalls bei einigen Ungulaten (etwa Tapiren), und den *Hyrakoidea*, also bei Tieren, die neben einer transversalen zugleich über eine antero-posteriore Bewegung im Gelenk verfügen. Loennberg (l. c. p. 26) beschreibt auf den Zähnen des Wombat transversale Risse und meint, dass die Bewegung nicht so erfolgt sein könne, wie beim Kaninchen.

Immerhin sind wir durch das bisher Vorgetragene wohl imstande einzusehen, dass es sich bei den karnivoren und den beiden herbivoren Beuteltierfamilien (über die *Didelphyidae* s. unten) um Tiere mit spezialisierter Kautätigkeit handelt, die ihren Ausgang zu verschiedenen Zeiten von dem insektivoren oder frugivoren Stamm der Marsupialier genommen haben. Diese Tiere aber besaßen ein universelles Kiefergelenk, wie es uns von rezenten Beuteltieren am klarsten die *Phalangeridae* zeigen.

Die hier gewonnene Erkenntnis wird uns von Bedeutung für das Weitere. Denn nachdem wir bereits die Kaubewegung der Carnivoren als eine sekundäre, spezialisierte, die der Insektivoren und Primaten als eine primitive, universelle kennen gelernt haben, soll — vorläufig mit Übergehung der Nagetiere — gezeigt werden, in welcher Weise und auf welchem Wege es zur Spezialisierung der Ruminantierbewegun kommt. Es wird für den, der im vorhergehenden Abschnitt die Schilderung eingehend geprüft hat, keines Beweises bedürfen, einzusehen, dass die eigentümliche, automatenmäßige Bewegung bei Wiederkäuern nicht unvermittelt bei Rumi-

nantiern auftritt, sondern bereits bei anderen Huftieren vorbereitet ist. Namentlich sind es die Perissodactylier, die als besonderer, Zweig der Ungulaten den Artiodactyliern gegenüberstehen, die z. B. beim Tapir und Rhinozeros im Spielraum universellerer Bewegungen deutlich die Ruminantierbewegung enthalten zeigen. Auch hier können wir annehmen, dass unter Verlust umfassender Bewegungen schließlich nur noch die eine, diese aber in höherer Vollkommenheit ausgeführt wird. Auch nach der anderen Richtung bleibt diese Arbeitsteilung nicht begrenzt; auch unter den Ruminantiern sehen wir die Bewegungen immer mehr auseinanderstreben und sich spezialisieren, so dass also z. B. die Giraffe wohl die Bewegungen des *Anoa* noch auszuführen imstande wäre, aber nicht umgekehrt, wie aus meinen obigen schematischen Bildern erhellt.

Nun aber besitzen wir im Hyrax eine Form, die in wahrhaft leuchtender Klarheit das Wesen der von mir gekennzeichneten Erscheinungen zeigt. Diese Ordnung, die man in nähere Verwandtschaft zur Wurzel des Huftierstammes zu bringen pflegt, zeigt, wie wir gesehen haben, eine eigentümliche Kombination von Wiederkäuer- und Nagetierbewegung. Nach einer Bemerkung von Weber besitzen gewisse fossile Ordnungen, von denen man die Nagetiere ableitet, noch eine quergestellte, hinten geschlossene Gelenkgrube (l. c. p. 514: „Gelenkgrube für den Unterkiefer mit processus postglenoideus. Sie ist weit zur Aufnahme des breiten konvexen Gelenkkopfes des Unterkiefers“). Wenn man nun natürlich auch nicht sagen kann, dass Hyrax diesen Formen sehr nahe steht, so bietet er doch ein physiologisches Beispiel dafür, wie solche Umwandlungen der Bewegungen vor sich gehen können. Jedes nicht bereits völlig spezialisierte Gelenk, auch das menschliche, besitzt die Fähigkeit, geringer antero-posteriorer Bewegungen; bei Hyrax sehen wir diese Bewegung bereits bevorzugt. Seine Vorfahren und diejenigen des Huftier- und Nagetierstammes haben sich nicht fern gestanden, so dass wir in jener Region des Säugetierstammbaumes den Ausgang zweier spezialisierter Bewegungen annehmen müssen, die fernerhin gesondert zur Ausbildung gelangten.

Gerade die anatomischen Einrichtungen des Kiefergelenkes der Ungulaten und *Hyrakoidea* stimmen nun mit dem für die Bewegungen soeben Erläuterten durchaus überein. Auch hier ist, bei aller Verschiedenheit, die z. B. die Gelenke vom Rhinozeros, Tapir, Zebra, Kamel, Lama, Giraffe etc. untereinander zeigten, in jedem ein Moment enthalten, das unmittelbare Vergleichung zulässt. Alle Formen aber konvergieren gegen die Gelenkgestaltung bei Hyrax und diese Form selbst ist wiederum keine andere, als die uns vom Gelenke der Phalangeriden und Primaten her bereits bekannte. Bei Hyrax tritt indes neben dieser Form einer hinten geschlossenen Gelenkgrube nun, und zwar bei weitem häufiger als

eben diese Form, eine andere auf, bei der das Gelenk hinten und seitlich wie bei Nagetieren geöffnet ist. Auch hier kann die Spezialisierung des Gelenkes nur im Zusammenhang mit der Spezialisierung der Bewegung, diese aber nur im Zusammenhang mit besonderer Ernährung entstanden sein. Wäre uns ganz genau bekannt, wovon jedes Tier im freien Zustande lebt und kennten wir z. B. genau den anatomischen Bau aller pflanzlichen Nahrungsmittel, Bast, Zellulose und Wassergehalt u. a., so könnten wir uns — bei Berücksichtigung der zähen Vererbung solcher Anpassungen — genauer Rechenschaft ablegen, warum die Giraffe ihre Zähne anders bewegen muss als das Rhinozeros. Notwendig scheint mir nur Eines: Spezialisierung, Vereinfachung der Nahrung, vielleicht durch Einförmigkeit der Vegetation oder dadurch, dass Feinde alles bis auf eine Pflanzenart zerstören — ist die Voraussetzung für Spezialisierung der Bewegung. Wenn ein Tier niemals etwas anderes frisst, als eine bestimmte Grasart, und wenn seine Nachkommen ungestört in demselben Mileu leben bleiben können, so wird den Tieren diejenige Bewegung, durch die sie am leichtesten und sichersten des Grases Herr werden, schließlich psychisch ebenso gewohnheitsmäßig, reflexartig werden, wie beim Menschen bestimmte gewohnheitsmäßige Bewegungen im täglichen Leben.

Diese Darlegung selbst setzt nun aber voraus, dass die Tiere, die in ihrer Nahrung konservativ bleiben, unter Bedingungen gelebt haben müssen, die dieser Konservierung günstig gewesen sind. Jede klimatische Veränderung, jeder die Flora irgendwie ändernde Umstand, Verschiebungen der Wassergrenze, Erhebung von Gebirgsketten, kurz alles was Wanderungen, Kämpfe der Tiere veranlasst, kann nicht ohne Einfluss auf die Nahrung und demzufolge auf das Gebiss und bis zu gewissem Grade die Gelenkbildung bleiben. Aus diesem Grunde sind auch oben die südamerikanischen *Didelphyidae* nicht erwähnt worden. Auch ihr Gelenk ist ein Carnivorengelenk und gleicht sehr stark dem der *Dasyuridae*. Dennoch werden wir bei ihnen, die auf ihrer Einwanderung nach Südamerika ganz andere Verhältnisse vorfanden (oder in sie gedrängt wurden), eine von den australischen Carnivoren getrennt erfolgte Spezialisierung der Gelenkfläche annehmen müssen. Eine eigentümliche, sonst nur noch den *Peramelidae* zukommende Beteiligung des Alisphenoids an der Bildung der Gelenkfläche spricht gleichzeitig dafür, dass sie ein älterer Zweig der Marsupialier sind, die abändernden Einflüssen bereits in viel früherer Zeit unterlegen gewesen sein müssen.

So viel möchte ich für jetzt über diese Fragen äußern; weiteres wird sich nur im Zusammenhang mit der Darstellung der anatomischen Verhältnisse selbst sagen lassen. Dagegen möchte ich mich nunmehr noch einer anderen Seite der Aufgabe zuwenden, nämlich die Bedingungen kurz untersuchen, unter denen das universelle Kiefergelenk der Säugetiere selbst entstanden sein kann.

IV.

Wenn nämlich die spezialisierten Säugetiergelenke aus einem universellen entstanden sind und wenn dies universelle Gelenk ungefähr den Bau des Gelenkes der *Phalangeridae* gehabt hat, so

erheben sich zwei Fragen: 1. Wann ist dies Gelenk entstanden und 2. aus welchen anderen Formen ist es entstanden. Was die erste Frage anlangt, so ist schon oben kurz darauf hingewiesen worden, dass wir mit hoher Wahrscheinlichkeit die Säugetiere auf einen Stamm Triassischer „Proinsectivora" zurückführen können. Dieser Stamm spaltete sich bereits im Jura in *Insectivora primitiva* und *Marsupialia primitiva*. Fossile Reste der Gelenkregion des Schädels sind aus jener Zeit noch nicht bekannt. Trotzdem glaube ich, lassen die Überlegungen keinen anderen Schluss zu, als dass im Jura bereits ein Gelenk mit Tuberculum articulare, Fossa glenoidalis und Processus articularis posterior bestanden hat. Welche anderen Formen haben aber zu ihm selbst hingeführt? Da nichts Kompliziertes primitiv ist, sondern stets aus Einfacherem hervorgeht, so müssten wir ein universelles Gelenk aus einem einfacheren, also wohl weniger universell wirksamen, herleiten, was ich mit Tornier für schwierig halte. Aber diese scheinbar bestehende Schwierigkeit löst sich, und gerade die Lösung wirft Licht auf die rätselhafteste Bildung des Säugetierkiefergelenkes. Dies Gelenk nämlich besitzt seine Universalität nicht lediglich durch die Beschaffenheit der Gelenkflächen, sondern auch durch den Besitz des Discus articularis. Es ist nun eine bisher nicht bekannte, sondern erst kürzlich festgestellte Tatsache[1]), dass dieser Meniscus außer den Monotremen noch einer zweiten Ordnung von Säugetieren völlig fehlt, nämlich den Edentaten, und zwar den *Pholidota* und *Xenarthra*. Wer ein Gürteltier oder einen Unau fressen und kauen sieht, würde nie auf den Gedanken kommen, dass sein Gelenk so sehr viel einfacher gebaut ist, als z. B. das eines Schweines. Dennoch ist dies der Fall; mehr noch: die genauere Prüfung des Gelenkes zeigt, dass makroskopisch die Lage der begrenzenden Knochen, und mikroskopisch die Beschaffenheit der Gelenkflächen das Gelenk der Edentaten innig dem der Monotremen nähert und man sich allen Ernstes die Frage vorlegen muss: ob nicht die Edentaten oder wenigstens ein Teil von ihnen viel älteren Ursprungs ist, als man bisher angenommen hat. Vieles spricht dagegen, manches dafür. Es ist hier nicht Gelegenheit, dies zu erörtern. Die Existenz eines meniscusfreien Gelenkes aber würde nicht genügen, eine Vermutung, wie die erwähnte, aufzustellen. Denn, so könnte man sagen, es gibt ja auch Beuteltiergelenke, wo der Meniscus fehlt. Nun sind es zunächst wichtige Einzelheiten in der Lagerung der Schädelknochen, die jene Vermutung sichern helfen. Sodann aber, was den Meniscus anlangt, so teilen die *Xenarthra* mit *Echidna* ein sehr wichtiges Kriterium, näm-

1) Sie findet sich belegt in einer Darstellung, die ich vom Kiefergelenk der Edentaten und Marsupialier geliefert habe. Die im Druck befindliche Abhandlung wird demnächst im III. Bande von Semon's Forschungsreisen erscheinen.

lich die innige Beziehung der Sehne des Musc. Pterygoid. ext. zu der sehnigen Bedeckung des Unterkiefercondylus. Diese Beziehung fehlt bei dem Beuteltier *Dasyurus*. Außer bei *Dasyurus*, von dem dies bekannt war, fehlt nach meinen Erfahrungen der Meniscus unter den Beuteltieren auch noch *Perameles*; bei *Didelphys* ist er von dem Unterkiefer nur undeutlich gesondert. Er ist aber auch bei placentalen Carnivoren häufig sehr reduziert. Diese Fälle lehren, dass bei der Spezialisierung des Carnivorengelenkes der Meniscus bei geringerer Tätigkeit des Musc. Pterygoid. ext. sekundär zurückgebildet wird, indem er mit einer der Gelenkwände verschmilzt. Hiervon sind die durch Monotremen und Xenarthra gegebenen Beispiele eines primitiven Fehlens des Meniscus zu unterscheiden, der als sehnige Ausbreitung des Musc. pterygoid. ext. präformiert ist.

Man kann sich also die gerechtfertigte Vorstellung bilden. dass das primitive Säugetiergelenk, wie es uns annähernd das von *Echidna* repräsentiert, während der Perm- und Triaszeit allmählich zu Formen geführt hat, wie es etwa heute *Bradypus* oder *Dasypus* besitzt. Schon das Gelenk von *Echidna* ist, selbst in seiner so reduzierten Form, universell, ebenso das von *Ornithorrhynchus*. Mannigfache Bewegungen sind durch die eigentümliche Anordnung der Muskulatur in ihm möglich. Später während der permischen und triassischen Zeit erreichte dies Gelenk hohe Ausbildung, schlug auch Wege mannigfacher Spezialgestaltungen ein, doch war die Erreichung einer höheren Stufe der Leistung notwendig an das Problem geknüpft, eine ergiebigere Tätigkeit des Musc. Pterygoid. ext. zu ermöglichen. Erst die Sonderung der Sehnenkappe vom Condylus löste dieses Problem[1]) und wir gehen nicht fehl, in dem Erwerb des Meniscus nicht nur im engeren Sinne eine Quelle weiterer Differenzierungen der Gelenkflächen, sondern überhaupt den Impuls zu anderer Ernährung. die Ausgangspunkte wichtiger Veränderungen im Gebiss, somit in der somatischen Beschaffenheit überhaupt zu erblicken.

Ohne die Frage nach der Möglichkeit der Entstehung des Gelenkes aus primitiveren Formen hier zu streifen, möchte sich das Vorstehende kurz dahin zusammenfassen lassen, dass das Säugetiergelenk von jeher ein universelles, wenn auch in engen Grenzen gewesen ist; dass die Entstehung des Meniscus, die etwa gegen Ende der Trias- oder Anfang der Jurazeit erfolgt ist, das Gelenk auf eine höhere Stufe

1) Es ist das Verdienst von Gaupp, in seinem Vortrage „Die Nichthomologie des Unterkiefers in der Wirbeltierreihe (Verhandl. d. anat. Gesellsch., 19. Versamml., Genf) zuerst ausgesprochen zu haben, dass die Entstehung des zweigeteilten Kiefergelenks durch die Lockerung dieser mit der Sehne des M. Pterygoideus externus in Zusammenhang stehenden Sehnenkappe erfolgt.

der Universalität gehoben hat; dass das Gelenk der Insektivoren, Phalangeridae, Prosimier und Primaten diesen Typus des universellen Gelenkes bewahrt haben; und schließlich, dass mehrfach in der Entwickelung des Säugetierstammes in verschiedenen Richtungen Spezialisierungen dieses Gelenkes vorgekommen sind.

Es sind die Grundzüge einer vergleichenden Anatomie des Kiefergelenkes der Säugetiere, die ich versucht habe zu entwickeln. Eine genauere Begründung der Einzelheiten kann nur zugleich mit der Veröffentlichung meines gesamten Materials erfolgen, was ich hier zum Schlusse feststellen möchte.

Jena, 5. August 1907.

Ein physikalisch-chemisches Phänomen und seine Anwendung in der Biologie.

Mit 1 Tafel.

Von Dr. Prof. A. Capparelli.

Wenn man Blutserum nimmt und dasselbe mittelst Kapillarität in ein reines Röhrchen von 0,9 mm Durchmesser steigen lässt, so erhöht sich die Säule um 23 mm. Hängt man dieses Röhrchen senkrecht auf, so kann man dabei beobachten, dass der Meniscus der Flüssigkeit innerhalb der Kapillarröhre einen konkaven, während auf der entgegengesetzten Seite der Flüssigkeitssäule einen konvexen Meniscus zeigt. Dies sind bereits bekannte Erscheinungen, deren Erklärung sehr leicht ist. Nähert man dem unteren Teil des Kapillarrohrs die freie Oberfläche eines destilliertes Wasser enthaltenen Becherglases, so bemerkt man die folgende wichtige und elegante Erscheinung. Kaum berührt nämlich das Blutserum die Oberfläche des destillierten Wassers, so trennt sich ein Ring von Serum los, der senkrecht mit einer sehr feinen flüssigen Säule ebendesselben Serums in das destillierte Wasser sich vertieft, während man zugleich rasch destilliertes Wasser in kontinuierlicher Säule in das Zentrum des Kapillarröhrchens, welches das Blutserum enthält, hineinsteigen und die obere Oberfläche der oben erwähnten Säule gewinnen und das gleiche Niveau innerhalb des Kapillarröhrchens erreichen sieht. Wendet man statt destilliertem Wasser Alkohol an, so erreicht dieser kaum die obere Oberfläche und vermindert sich so rasch, dass die alkoholische Säule sich zusammenzieht. Die aufsteigende flüssige Wassersäule von destilliertem Wasser hat nur während des Aufstieges einen konvexen Meniscus. Blutserum ist in Säulenform in das destillierte Wasser des Becherglases hinuntergestiegen und an seiner Stelle ist in das Kapillarröhrchen destilliertes Wasser eingedrungen und hinaufgesprungen. Wenn man genau die Blutserumsäule, die in das

destillierte Wasser sich vertieft, beobachtet, so erscheint dieselbe von einem flüssigen Därmchen, d. h. von einem kleinen leeren Zylinderchen gebildet, während das aufsteigende destillierte Wasser von einem vollen, mit konvexen Meniscus versehenen Zylinder innerhalb des Kapillarröhrchens repräsentiert wird. Die oben erwähnte Säule nimmt nur den zentralen Teil der Glaskapillaren ein und ist ebenfalls von einem Zylinder repräsentiert, der sich nicht mit dem Serum vermischt oder die Wände benetzt. Mit anderen Worten: die aufsteigende Säule fließt innerhalb eines anderen flüssigen Rohres, welches vom Serum gebildet wird und welches heruntersteigt und graduell oder allmählich das Kapillarrohr verlässt. Die Originalität dieser Erscheinung besteht eben darin, dass man die bekannte Tatsache des Aufsteigens vermöge der Kapillarität reproduziert, indem man ein Kapillarrohr mit flüssigen Wänden von einer gewissen Dichtigkeit anwendet. Aber währenddem es in diesem Fall logisch ist, zu denken, dass das Hinaufsteigen des Wassers im flüssigen Serumrohr mittelst der Kapillarität zustande kommt, so kann man nachweisen, dass andere Faktoren hier in Betracht kommen bei der Erzeugung des Phänomens; und in der Tat dieselbe Erscheinung erzeugt sich, wenn man statt eines Kapillarrohrs ein langes an einem Ende geschlossenes Probierröhrchen vom Durchmesser einiger Zentimeter mit Serum anfüllt und dasselbe senkrecht in destilliertes Wasser eintaucht, indem man mit dem Finger die freie Öffnung schließt, so dass man den Zutritt der Luft beim Umkippen des Rohrs verhindert, da man so das Ausfließen des Serums verhindert, bevor man es ins Wasser taucht.

Der Aufstieg der Flüssigkeit macht sich auch noch in dem Falle bemerkbar, wenn man nach angefangener Erscheinung, die aufsteigende Säule unterbricht als auch die gebrochene Säule, die sich dabei bildet; dieselbe fährt zu steigen fort und erreicht, in der Form einer kleinen Säule das Ende der in der Kapillare vorfindlichen Flüssigkeit. Ein wiederholtes Eintauchen lässt eine neue Portion der Flüssigkeit aufsteigen. Diese Erscheinung wiederholt sich beständig, wenn man zwei Flüssigkeiten von verschiedener Dichtigkeit miteinander in Berührung bringt und dabei nimmt die dichtere Flüssigkeit im Kapillarrohr Platz. Unter gewöhnlichen Bedingungen ist es zur Erzeugung dieser Erscheinung unbedingt notwendig, dass die zwei Flüssigkeiten, die sich scheinbar nicht vermischen, für die Dauer der Erscheinung mischbar seien. Nicht mischbare Flüssigkeiten, wie: Öl und Wasser bilden keine Substitution und ich habe diesen Wechsel nur in dem Falle gesehen. wenn das Öl teilweise verseift oder mit Alkohol vermischt war. Man kann diese Erscheinung in ihren Einzelheiten prüfen, wenn man den Versuch auf die nachfolgende Art und Weise und mit dem folgenden Apparat anstellt. Nachdem man das Blutserum in

das Kapillarrohr angesogen hat, stellt man es auf einen Stützapparat in senkrechter Lage auf, dann bleibt das Serum auch im Kapillarrohr hängen. Unter das Kapillarrohr stellt man das mäßig mit einer wässerigen Fuchsinlösung gefärbte destillierte Wasser. Man soll dabei nicht zu dichte Fuchsinlösungen anwenden, weil sie allzusehr die Aufstiegschnelligkeit des destillierten Wassers innerhalb des Blutserums beeinflussen, da ja das Phänomen von äußerster Feinheit ist. Man stellt sowohl das Kapillarrohr als das unten befindliche mit gefärbten destillierten Wasser versehene Gefäß vor die Linse eines Projektionsapparates und projiziert dann das Ganze auf einen Schirm. Das senkrekte Kapillarrohr kann man langsam tiefer stellen und in dem Augenblick, wo der untere konvexe Meniscus der Serumsäule die ebene Oberfläche des gefärbten destillierten Wassers berührt, beginnt die Aszensionserscheinung. Vermöge der Projektion vergrößert, kann man diese Tatsache in ihren bereits beschriebenen Einzelheiten beobachten. Der leichteren Bequemlichkeit halber benütze ich eine zylindrische Unterlage, welche mit einem Ring à Cremaillière versehen ist, so dass man denselben mit einer Schraubenbewegung im Stützapparat beliebig erniedrigen und erhöhen kann. Der Ring trägt vorne eine kleine Platte von Messing mit zwei Löchern, in welche man leicht das an beiden Enden offene Kapillarrohr mittelst zweier Stahlschrauben einführen oder entfernen und in ein anderes Loch ein sehr empfindliches Thermometer einstellen könne. Unten stellt man auf ein flaches Stück von Messing das Gläschen oder eine Eprouvette, die mit passender Vorrichtung fixiert wird, während der Stützapparat des Gläschens um einen halben Kreis um die senkrechte zylindrische Unterlage sich drehen kann, so dass man mit Leichtigkeit oder Bequemlichkeit das Gläschen oder die Eprouvette unter das Kapillarrohr transportieren kann. Der größeren Deutlichkeit wegen wollen wir die aufsteigende Flüssigkeit mit A, und mit D die absteigende Flüssigkeit bezeichnen. Sowie die Berührung der beiden Flüssigkeiten zustande kommt, steigt das destillierte Wasser und zwar scheinbar aus Kapillarität. Diese physikalische Kraft, wiewohl sie zur Hervorbringung dieser Tatsache beiträgt, scheint dies dennoch nicht zu tun, weil es sich hier um Flüssigkeiten in der Bewegung handelt, und anstatt dass die aufsteigende Bewegung eine rasche ist, wie dies bei soliden Kapillarwänden der Fall wäre, ist sie im Gegenteil eine gleichförmig verzögerte; denn das flüssige Kapillarrohr D, in welchem die Flüssigkeit A aufsteigt, widersetzt sich der Bewegung, und somit opponiert sich an der Peripherie der aufsteigenden Säule A eine einheitliche und beständige Kraft, die in entgegengesetzter Richtung wirkt und somit die aufsteigende Bewegung verzögert. Es ist klar, dass diese Erscheinung nicht von einer Diffusion abhängig ist. Die kurze Dauer derselben und das

Sichnichtvermischen der beiden Flüssigkeiten sind hinreichende Beweise für diese Auffassungsweise. Statt dessen befinden wir uns vor einer wahren und eigentümlichen Substitutionserscheinung, wo der Aufstieg wahrscheinlich verbunden ist mit der Entstehung einer Modifikation und Zerstörung der Oberflächenspannung der beiden Flüssigkeiten, welche miteinander in Berührung kommen und der Abstiegbewegung der Flüssigkeit D, die im Kapillarrohr enthalten ist und nicht der verschiedenen Dichtigkeit der zwei Flüssigkeiten.

Die anfängliche Säule des Serum im Kapillarrohr wird in diesem Falle vom destillierten Wasser ersetzt. Auf den ersten Blick scheint die Erscheinung aller Wichtigkeit bar zu sein, aber es war für mich leicht vorauszusehen, dass diese Tatsache wegen der speziellen Bedingungen, unter denen sie sich offenbart, fruchtbar sein dürfte an Ergebnissen und Anwendungen in der Biologie. Und in der Tat, in den Lebenserscheinungen unseres Organismus, haben wir es oft mit beinahe den gleichen Bedingungen des oben erwähnten Versuchs zu tun. Es muss beiläufig erwähnt werden, dass die Schnelligkeit der aufsteigenden Säule A in Beziehung steht zu der Molekularattraktion- und Konzentration der beiden Flüssigkeiten, ferner zu der Gegenwart von Elektrolyten in denselben und dem geringeren oder größeren Gehalt von Kolloïden in eben denselben, d. h. mit dem mehr oder weniger viscösem Zustand der Flüssigkeiten.

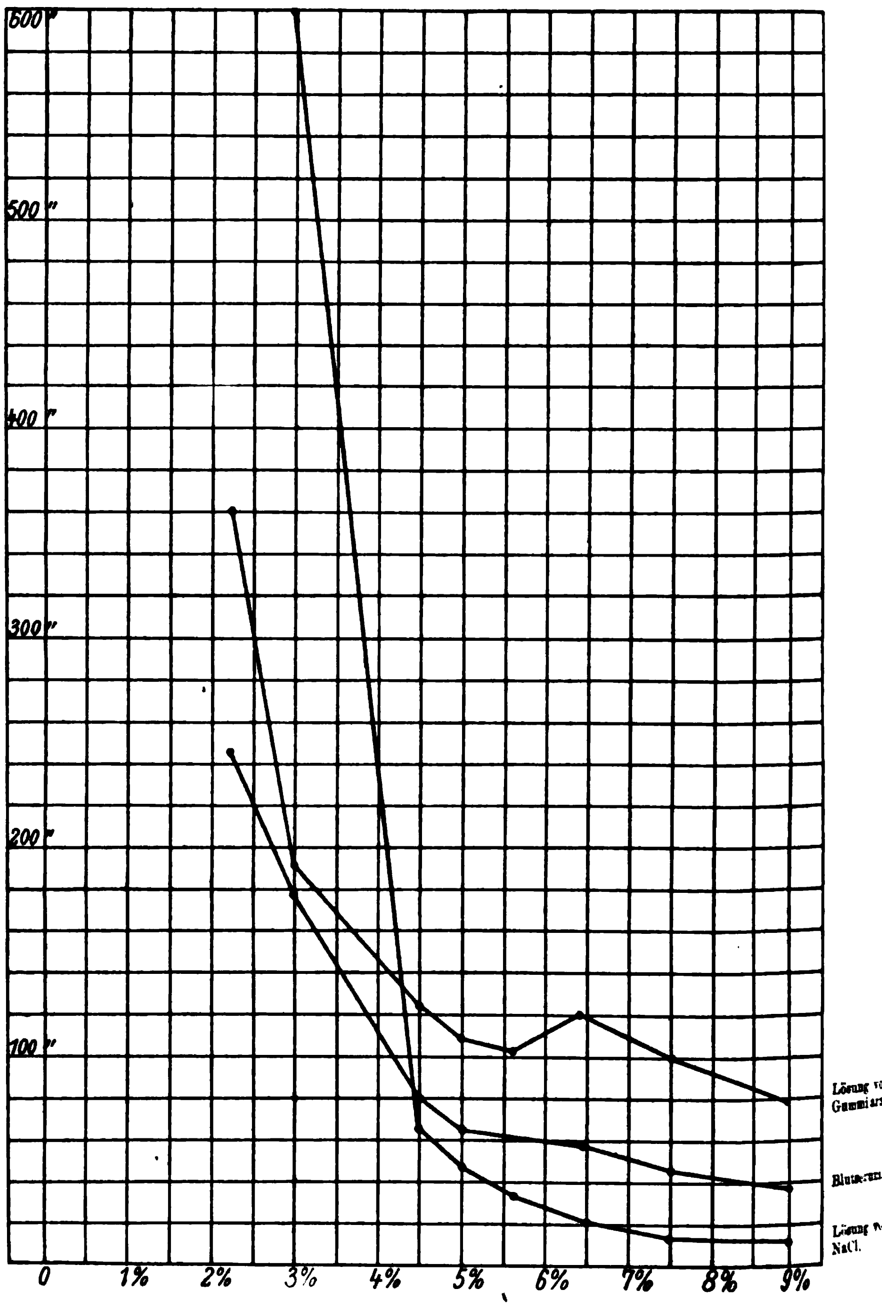
Ich werde in Kürze einige summarische Untersuchungen auseinandersetzen, indem ich mir vorbehalte, die Versuche zur weiteren Aufklärung des Grundphänomens fortzusetzen, zur Illustrierung des bereits Auseinandergesetzten. Ich hoffe daher, in einer nächsten Arbeit einige Vorkommnisse der Grundtatsache besser erklären zu können.

Ich habe mit einer Reihe von Beobachtungen die Zeit bestimmt, welche das destillierte Wasser braucht, um die Säule des Serums vom Ochsenblut zu durchlaufen, welche in dem von mir benutzten Rohr von 0,9 mm durchschnittlich 23 mm lang ist. Diese Zeit beträgt 33″. Sie modifiziert sich, wenn man die Flüssigkeit korpuskulärer macht, d. h. wenn man in Proportionen verschiedene Mengen von roten Blutkörperchen hinzufügt. In der Tat, wenn man Ochsenblut zentrifugiert und die roten Blutkörperchen in einem Volum von Serum sammelt und zwar im kleinstmöglichen, so fand ich dabei, dass in dem von Blutkörperchen baren Ochsenblut die Substitutionszeit 35″ betrug, d. h. etwas mehr als die gefundene Mittelzahl. Wenn man zu 4 ccm dieses Serums 1 ccm rote Blutkörperchen hinzufügte, so betrug die Substitutionszeit 34″; bei Hinzufügung von 2 ccm betrug die Zeit 32″; nach Zusatz von 3 ccm betrug sie 30″, und endlich bei Hinzufügung von 4 ccm zeigte sich ein Zeitverlauf von 29″. Im Vertrauen zur Konstanz und Präzision der Erscheinung kann man mit einem methodischen Studium aus der Zeit auf die Anzahl der roten Blutkörperchen schließen.

Dass die chemische Zusammensetzung der angewandten Flüssigkeiten von Einfluss sei, hat die Tatsache gelehrt, dass, wenn man statt des Blutserums physiologisches Serum setzt, d. h. Wasser und Salz in dem bekannten Verhältnis, so zeigt sich entweder gar kein Phänomen oder braucht eine so lange Zeit, dass es sich dabei in ein gewöhnliches Diffusionsphänomen verwandelt. Wenn man aber statt dessen eine konzentrierte Salzlösung anwendet, dann tritt die Erscheinung wieder auf. Wenn man aber dem physiologischen Serum, welches keinen raschen Wechsel erleidet, Spuren eines Kolloïds hinzufügt, wie beispielsweise arabisches Gummi in Lösung, so erzeugt sich die nämliche Erscheinung und zwar in sehr rascher Weise, was eben bei der Erzeugung des Substitutionsphänomens den Einfluss der Viscosität beweist. Wenn man ebenfalls in das Kapillarrohr mit destilliertem Wasser verdünnte Stärkekleisterlösung einführt, dann tritt kein Wechsel ein; wenn dagegen der Stärke eine kleine Menge von Gummi oder Äthylalkohol hinzugefügt wird, dann tritt wieder die Erscheinung auf. Ich habe das Verhalten des Phänomens an 3 Flüssigkeiten von bestimmter Zusammensetzung prüfen wollen, nämlich an solchen von bestimmter Menge in Substanzen in Lösung und habe so die Substitutionsschnelligkeit der 3 Flüssigkeiten gefunden.

In jedem der 3 Fälle ist das Kapillarrohr dasselbe. Von den angewandten Flüssigkeiten war die eine von Gummi 9 % im physikalischen Sinne; eine andere von Ochsenblutserum, welche das gleiche Verhältnis der Salze in Lösung enthielt und wieder eine von destilliertem Wasser mit 9 % Kochsalzlösung. Ich habe mittelst eines Sekundenzählers die Substitutionsdauer bestimmt, d. h. einzig die Zeit berechnet, welche das mit wässeriger Fuchsinlösung gefärbte destillierte Wasser braucht, um die ganze flüssige Säule von Serum zu durchlaufen, die im Kapillarrohr sich befindet. Dieselbe beträgt in meinem Falle 23 mm. Für die 3 Flüssigkeiten habe ich die Daten für die Herstellung der 3 Kurven erhalten, indem ich für jede folgende Beobachtung die Flüssigkeit immer mit einer gleichen Menge verdünnte, um die richtigen Vergleichspunkte zu haben. Ich habe demnach die 3 Kurven konstruiert, indem ich acht gab auf die Konzentration der Lösungen und auf die angewendete Zeit bei einer Temperatur von 12° C. In den 3 Kurven, welche das allgemeine Verhalten des Phänomens wiedergeben, wie in Fig. 1, stellen die Ordinaten die Zeit und die Abszissen die Konzentrationen dar. Vergleicht man die Gummi- und Kochsalzlösung mit dem natürlichen Blutserum, so bemerkt man im allgemeinen, dass die Substitutionsschnelligkeit mit der Verdünnung der Lösungen zunimmt; dass innerhalb einer gewissen Grenze die Lösung von arabischem Gummi die Neigung zu geringerer Zeitanwendung offenbart, d. h. sie wird beweglicher, allein mit der

starken Verdünnung erleidet sie das allgemeine Schicksal aller anderen Flüssigkeiten, d. h. die Zeit steigert sich proportional mit der Verdünnung.



Bemerkenswert ist ferner die Tatsache, dass die Kochsalzlösung in ihrem Verhalten und im Vergleich zur Substitutionszeit im destillierten Wasser, sehr vom Normalserum abweicht; dass innerhalb der Grenzen, in denen wir glauben, dass sie vermöge ihrer Eigenschaften dem Serum des Normalblutes sich nähere, dagegen bedeutend abweicht. Die salzige Lösung wird mit der Verdünnung weniger agil als das echte Serum, das nicht fähig ist, Wechsel zu ertragen. Aus dieser Kurve ergibt sich noch die Tatsache, dass, je konzentrierter die salzigen oder die viscösen Flüssigkeitslösungen sind, im Gegensatz zu jeder theoretischen Voraussetzung, um so leichter die Substitution von statten geht, d. h. das destillierte Wasser weniger Zeit braucht um sie zu ersetzen. Es versteht sich von selbst, dass diese Tatsache für die konzentrierten Lösungen innerhalb der untersuchten Grenzen gilt, d. h. für einen gewissen Konzentrationsgrad, während die sehr dichten Lösungen der Kolloïde sich verschieden verhalten. Eine der Bedingungen, damit die Flüssigkeiten sich ersetzen, ist: dass sie mischbar seien. So macht Öl unter den angegebenen Bedingungen keinen Wechsel. Man kann seine Refraktarietät verändern, wenn man Alkohol hinzufügt. Eine Salzlösung, welche ihr Vermögen eingebüßt hat, Substitutionen einzugehen und zwar wegen starker Verdünnung, erlangt dasselbe wieder, wenn man eine gewisse Menge von kolloïdaler Substanz hinzufügt und umgekehrt. Aus dem, was ich summarisch berichtet habe, geht hervor, dass bei den kinetischen und metabolischen Erscheinungen des lebenden Organismus, man diese Eigenschaft der Flüssigkeiten in Rechenschaft ziehen soll, die ihren Konzentrationen innewohnt, sowie der Molekularkonstitution. Es geht ferner hervor, dass für die viscösen Flüssigkeiten neue Eigenschaften aus dem Studium dieses Phänomens hervorgehen und man kann, soweit wir darüber Vermutungen haben, einen Schluss ziehen auf die äußeren Widerstandserscheinungen, die im lebenden Organismus vorkommen.

Es ist beispielsweise nicht wahr, dass die Viscosität sich dem Abflusse der Flüssigkeiten in den Kapillargefäßen entgegensetze, sondern innerhalb gewisser Grenzen ist sie in hohem Maß günstig für die Bewegung. Sie erleichtert die Bewegung und vermindert die Widerstandsphänomene in den Kapillaren des Körpers. Wie es leicht vorauszusehen ist, sind bis zu einem gewissen Grade die Kapillargefäße den kleinen flüssigen Zylinderchen vergleichbar, innerhalb welchen das Substitutionsphänomen vor sich geht. In vielen Geweben unseres Organismus finden wir dieselben Bedingungen wie in den erwähnten Versuchen, und ich glaube, dass bei den Absorptions- und Stoffwechselerscheinungen und im allgemeinen bei den Lebensprozessen unseres Organismus, man außer den Erscheinungen der Diffusion, der Osmose und gewöhnlicher Kapillarität, noch einen anderen Faktor in Rechnung ziehen muss, nämlich: das Sub-

stitutionsphänomen. In dieser Richtung stelle ich selbst und lasse von anderen weitere Untersuchungen in meinem Laboratorium anstellen.

Die konstante Dauer des Anstiegs für 2 Flüssigkeiten von bestimmter Zusammensetzung und die zahlreichen Anwendungen, die man in der Biologie davon machen kann, haben in mir den Gedanken wachgerufen, bei diesem Phänomen eine Formel anzuwenden. Wir stehen vor einem Problem der Hydrodynamik und ich kenne die sehr großen Schwierigkeiten, die uns im Wege stehen, um eine rationelle Formel in ähnlichen Fällen zu finden. Ich glaube jedoch, dass man in modifizierter Form die empirische von der Methode der Tragweite annehmen könne, aber diese wird, nach der nötigen Versuchskontrolle, Gegenstand einer neuen Veröffentlichung sein.

Schlussfolgerungen.

1. Eine flüssige, in einem Rohr schwebende, und Kristalloïde oder Kolloïde enthaltende Säule, kann ersetzt werden, wenn sie mit der Oberfläche einer anderen verschiedenen oder weniger dicht zusammengesetzten Flüssigkeit in Berührung kommt und mit welcher sie sich vermischen kann.

2. Die Zeit, welche die Ersatzflüssigkeit braucht, um sie vollständig zu substituieren, ist eine konstante für Flüssigkeiten, welche gleiche Konstitution haben. Sie wechselt aber erheblich, wenn man in kleiner Menge die chemische Natur oder die Dichtigkeit der einen der beiden Flüssigkeiten wechselt.

3. Das Substitutionsphänomen wird bedeutend modifiziert hinsichtlich der Zeitdauer durch die Gegenwart von Körpern, welche die Eigenschaft der Viscosität mitteilen.

4. Im Gegensatz zu dem, was man annimmt, machen in gewissen Proportionen die viscösen Flüssigkeiten, im Falle sie derselben Eigenschaften entbehren sollten, beweglicher und empfänglicher für Wechselaktionen, wenn selbige in Kapillarräumen enthalten sind, selbst in Fällen, wo die Erscheinungen des äußeren Widerstandes, wegen des kleinen Durchmessers, erheblich sind.

5. Die soliden Teilchen, welche in den Flüssigkeiten suspendiert sind, modifizieren die Substitutionszeit.

6. Bei den Wechselerscheinungen, die in unserem Organismus vorkommen, muss man, außer den schon bekannten, wie: Diffusion, Osmose und gewöhnlicher Kapillarität, auch das Substitutionsphänomen in Betracht ziehen, welches viele biologische Tatsachen aufklärt, die bislang keine angemessene Erklärung erhalten haben.

Labor. f. exp. Physiol. der kgl. Universität von Catania. 1907.

Das auf S. 550 ff. abgedruckte Referat über Leche rührt von Herrn Prof. O. Carlgren (Stockholm) her.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der kgl. bayer. Hof- u. Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

// Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark. Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

XXVII. Bd. 15. Oktober 1907. № 21.

Wirkung galvanischer Ströme auf Pflanzen in der Ruheperiode.

Von H. Bos (Wageningen).

Dass unsere einheimischen holzigen, sowie mehrere krautartigen Gewächse einer Winterruhe bedürfen, ist hinlänglich bekannt. Teilweise wird diese beeinflusst durch die äußeren Umstände, teilweise ist sie aber ein Ausfluss der Natur der Pflanze selber. Man könnte die erste die gezwungene, die zweite die notwendige Ruheperiode nennen; die erste heisst auch aitiogen, die zweite autogen. In gewöhnlichen Verhältnissen übertrifft die erste die zweite um mehrere Wochen, wenigstens in unserem Klima. Längere Zeit bevor die Temperatur hoch genug ist, um ein Austreiben zu veranlassen, sind aber die Knospen dazu imstande, und die Treiberei von allerhand Blütensträuchern in Warmhäusern gibt davon Zeugnis. Jedoch ist auch bekannt, dass nicht jeder Strauch in der Ruheperiode zu jeder beliebigen Zeit sich treiben lässt: seine autogene Ruheperiode soll immerhin vorüber sein.

Nur ist diese autogene Ruhe nur eine relative. Erstens, weil keine Ursache wäre, dass ein Strauch, der absolut unverändert geblieben ist, nicht vor, aber wohl nach einem bestimmten Zeitpunkte das Vermögen, zu treiben erhalten haben sollte — die Zeit an sich hat ja keine Wirkung — zweitens aber, weil zur Genüge konstatiert

worden ist, dass viele Funktionen in der Pflanze nicht stille stehen. z. B. die Atmung, die Reservestoffwanderung, das Wachstum der Wurzeln u. s. w. Man nennt eben diese Periode: die Ruhe, weil man die Knospen nicht zur Entfaltung und zum Wachstum bringen kann, und sollte also eigentlich reden von einer Knospenruhe[1]). In diesem Sinne wolle man also auch in diesem Aufsatz das Wort „Ruhezeit“ auffassen. Es soll dahingestellt bleiben, ob die Knospe wirklich absolut ruht, und die Austreibung lediglich durch Veränderungen in den Zweigen veranlasst wird, oder ob auch die Knospe selber einer langsamen Umwandlung unterworfen ist; dies ist zur Zeit noch nicht zu entscheiden.

Die Mittel, wodurch die Knospen wieder zu neuem Wachstum veranlasst werden, sind also zweierlei: zunächst die Vorbereitungsmittel; nachher die Mittel, welche die jetzt willige Knospe faktisch zur Streckung bringen; und die Periode gliedert sich auch in zwei Teile, einen der Vorbereitung und einen der Veranlassung.

Nun ist aber nicht eine Knospe zur Austreibung entweder vollkommen fähig oder vollkommen unfähig, sie kann auch mehr oder weniger fähig dazu sein. Im allgemeinen bedürfen weniger vollkommen vorbereitete Knospen längerer Zeit und höherer Temperatur als diejenigen, welche eine längere Ruhezeit schon durchgemacht haben. Die nämliche, äußerlich stets gleiche Knospe wird zur Treibung im Januar vielleicht bei einer Temperatur von 25° C. 5 Wochen, im April bei einer Temperatur von 18° C. nur 2 Wochen bedürfen, und dieselben Umstände, resp. von Temperatur, Feuchtigkeit, Licht, welche im Dezember gar keine Einwirkung sehen lassen, werden im Februar nach längerer Zeit dürftige, oft noch abnormale Sprosse hervorrufen, im März nach kürzerer Zeit zu mehr normalem Wachstum Veranlassung geben, im April gleichsam als stark stimulierende Faktoren sich kundgeben. Je weiter die Vorbereitung vorgeschritten, desto geringer braucht der Anlass zu sein; die Belaubungsfähigkeit geht über in Belaubungstrieb und steigert sich zu Belaubungsdrang, dem am Ende selbst ungünstige Verhältnisse kaum Einhalt zu tun vermögen.

Verschiedene äußere Faktoren werden sowohl ihren Einfluss auf die Fortschreitung der Vorbereitung, als auf die tatsächliche Aktivierung ausüben, wenngleich auch nicht immer auf beide in dem nämlichen Verhältnisse, ja, vielleicht dann und wann in umgekehrtem Sinne. So wirkt z. B. eine höhere Temperatur fördernd auf die Aktivierung, während eine niedrige, sogar Frosttemperatur die Vorbereitung beschleunigt. In der Periode also, wo die Vor-

1) Siehe u. a. S. Simon (Jahrb. f. wiss. Botanik 1906, Bd. 43, 1. Heft), Untersuchungen über das Verhalten einiger Wachstumsfunktionen, so wie der Atmungstätigkeit der Laubhölzer während der Ruheperiode.

bereitung noch nicht ganz abgelaufen ist, wird die Frage nach der Temperaturwirkung eine sehr komplizierte.

In der Praxis der Gärtnerei macht sich seit einigen Dezennien immer mehr das Bestreben geltend, die Blüten von allerhand Gewächsen, hauptsächlich Sträuchern, früher zu erhalten, als ihrer Natur entspricht. Durch Temperaturerhöhung konnte man viel erreichen, jedoch auch bei diesem Hilfsmittel ward der Treiberei eine Grenze gesetzt. Man suchte nun die autogene Ruheperiode früher zum Abschluss zu bringen. Die Mittel dazu beruhen zum Teil auf Zurückschiebung dieser Periode, d. h. man lässt sie früher anfangen, zum Teil auf faktischer Verkürzung der Ruhezeit, indem man die Ruhe, wie die Gärtner sich so gerne ausdrücken, tiefer macht. In Wirklichkeit soll eigentlich die Ruhe nicht tiefer, das Leben also noch weiter herabgesetzt, sondern die notwendigen Prozesse sollen gerade gesteigert werden.

Zu den Mitteln, welche den Anfang, und daher vielleicht auch das Ende der Ruhezeit zurückschieben, gehört das Entblättern im Herbste, die Topfkultur, und das Ausgraben der im Freiland gewachsenen Pflanzen. Die Mittel, welche die Ruheperiode abkürzen, sind hauptsächlich Kälte, am liebsten (und billigsten) der natürliche Frost, Austrocknung der ausgegrabenen Pflanzen, Narkotisierung, meistens als Ätherisierung bekannt (Methode Johannsen), zu welcher Methode neuerdings noch das Tauchen der Zweige und Knospen in warmes Wasser von 80—90° F. getreten ist. In der Praxis treiben sich gewiss noch allerlei „Geheimmittel“ herum, von denen sich viele vielleicht unter gewissen Umständen und Voraussetzungen als wirksam erweisen würden.

Während die Wirkungen der Mittel für die Verschiebung der Ruhe uns eher begreiflich erscheinen, stehen wir denen, welche die Ruheperiode abkürzen, noch ganz fremd gegenüber, eine einheitlich zusammenfassende Übersicht darüber besteht nicht.

Seit verschiedenen Jahren suche ich dem Problem der Ruheperiode und Belaubung, resp. der Treiberei näher zu treten sowohl durch Beobachtungen im Freien als durch Versuche. Von den letzteren nenne ich meine Resultate durch Einspritzungen mit diastasehaltiger Flüssigkeit. Zweck dieses Aufsatzes aber ist, anzugeben, welche Resultate ich mit schwachen galvanischen Strömen erzielte.

Ich experimentierte mit ganzen Sträuchern, mit abgeschnittenen Zweigen und mit Zwiebeln und Knollen. Ich benutzte den Strom erst von drei, später von sechs Leclanchéelementen (Kohle, Braunstein, Zink, Salmiaklösung), hintereinander verbunden, also mit einer elektromotorischen Kraft von $4^1/_4$ resp. $8^1/_2$ Volt. Den positiven Pol verband ich mit den Gipfelenden der Zweige, durchweg mehrerer, den negativen mit den Stammunterenden, oder, wo es

abgeschnittene Zweige galt, mit deren Basalenden (über die Verbindung der Zwiebeln weiter unten). Diese letzte Verbindung, die der Kathode, war die leichteste, da ich nur je nach der Dicke zwei, drei oder vier eiserne Nägelchen in den Stamm, resp. Zweig zu schlagen hatte und der dünne Messingdraht, der von dem Zinkpol herkam, um die Kopfenden wand. Die Anoden, also die positiven Pole bereiteten mehr Schwierigkeiten. Da die trockene Oberfläche der Zweige diese schwachen Ströme nicht leitet, musste eine Wunde gemacht werden. Beim ersten Versuch zog ich den Messingdraht sukzessiv quer durch die apikalen Zweigenden, welche ich verbinden wollte, bis zu dem letzten derselben, und dann nicht weiter. Später ersetzte ich diese Einrichtung durch Nähnadeln von Stahl, welche in die Zweigenden gesteckt wurden, und durch deren Ohr der Messingdraht unter festem Anschluss gezogen wurde. Ich tat das u. a. um der Bildung eventueller schädlicher Kupfersalze am Verbindungsort vorzubeugen. Das nähere bei der Beschreibung der einzelnen Versuche.

Beim ersten und zweiten Versuche schaltete ich nur je eine Pflanze in den Strom ein, und so tat ich auch noch bei einer Pflanze in dem dritten Versuche. Die übrigen nahm ich aber zusammen, indem ich den positiven Draht mit allen gewünschten Zweigenden der verschiedenen Pflanzen hintereinander verband, jedoch von den Kathoden an jedem Stammende einzeln zum Zinkpole zurückführte. In diesen zurückgehenden Verbindungen hatte ich Gelegenheit, dann und wann ein Galvanometer einzuschalten, wodurch sich also die Stärke des Stromes für jede Pflanze messen ließ. Jeder Strom war gerade so stark (im Einklang mit den Stromgesetzen), als ob nur seine Bahn bestände, er wurde somit nicht durch eine größere Anzahl Verbindungen geschwächt. Ich hatte also den Vorteil, dass die Pflanzen nicht aufeinander zu warten brauchten.

Der Widerstand erwies sich als sehr groß. Ich konnte nur Ströme von einigen Hundertstel Milliampère, z. B. 4—10 erreichen; die höchste Zahl war 0,15 M.A. Angesichts dieser schwachen Wirkungen hatte ich die Zahl der Elemente von dem dritten Versuche an verdoppelt (was sich aber später als weniger vorteilhaft erwiesen hat). In den abgeschnittenen Zweigen konnte ich nur 0,06 à 0,02 M.A. erreichen, doch erwies sich das als genügend. Der Strom ging meistens während des ersten und zweiten Tages etwas zurück. Nach Entfernung der Elektroden zeigte sich die negative meistens ganz glatt, die positive aber ziemlich stark angegriffen, was natürlich stimmt zu dem Gang der Elektrolyse; die an der positiven Elektrode abgeschiedenen Säureionen üben ihre chemische Wirkung auf den Stahl aus.

Schreiten wir nun zur Beschreibung der einzelnen Versuche.

Die ersten bezogen sich auf Flieder (*Syringa vulgaris*), diesem Versuchskaninchen der Treiberei.

Versuch I. *Syringa vulgaris* var. Charles X. 6. Okt. 1906. Zwei zugleich ausgegrabene Treibpflanzen, welche in Freilandkultur gestanden, wurden hierzu benutzt; das eine Exemplar (I) wurde elektrisiert, das andere nicht, es diente zur Kontrolle (II).

Die Pflanzen waren mit eingepackten Erdballen versehen und blieben so auch während des Treibens.

Der Messingdraht, der als positive Elektrode diente, wurde an 15 der größten Zweigenden derart befestigt, dass er je das oberste Zweigglied, kurz unter den beiden Apikalknospen durchbohrte und weiter, zur Festlegung, als Schlinge zwischen diesen Apikalknospen hindurchgezogen wurde. Der Strom von 3 Leclanchéelementen wurde durchgeleitet vom 15. Okt. 3 Uhr mittags bis 20. Okt. 10 Uhr morgens, also nahezu 5 Tage. Durchschnittlich war der Strom 0,04 M.A. stark. Beim Ausschalten aus der Leitung bemerkte ich, dass die Messingdrähte überall da, wo sie die Zweige perforierten, derart chemisch angegriffen waren, dass sie alle zerrissen. Die Temperatur in dem Zimmer, wo I und II diese Zeit verbrachten, war $\pm$ 10—12° C., die Erdballen, sowie die oberirdischen Teile wurden nicht begossen. Am 20. Okt. wurden I und II beide nach einem Warmhaus gebracht, das leider kein eigentliches Treibhaus war und dessen Temperatur zwischen 15 und 20° C. schwankte (durchschnittlich 17—18° C.). Am 2. Nov. machte sich bei I an vielen Knospen, nur nicht an den apikalen, schon eine starke Schwellung bemerkbar, bei manchen kamen schon ein paar kleine Blätter zum Vorschein. Von jetzt an bis zum 13. Nov. entwickelten sich die Knospen allmählich und ziemlich rasch; am 13. Nov. waren schon manche Blütentrauben und viele Blattsprosse zur kräftigen Entwickelung gelangt, unter den Trauben waren einige von 1—$1^1/_2$ dm Länge, was gerade bei der Varietät Charles X auffallend ist, weil diese oft beim Frühtreiben gedrungene und nur halb entwickelte Trauben produziert. Einzelne derartige abnormale Trauben fanden sich auch vor. Von den elektrisierten Zweigen entwickeln sich ein paar kräftige auch nicht oder kaum, dagegen wohl auch einige nicht elektrisierte, schwächere Zweige, auch an den apikalen Knospen. Am Fuß des Bäumchens erschienen keine Sprossen. Am 15. Nov. öffneten sich die ersten sanft lila Blüten (nicht weißlich), von diesem Tage an regelmäßig mehrere. Vollblüte $\pm$ 23. Nov. Also war die Treibezeit bis zur ersten Blüte 26 Tage, bis zur Vollblüte 33 Tage, bei einer Temperatur von 17—18° C. durchschnittlich. Bei dem Exemplar II zeigte sich gar keine Veränderung, außer dass ein kleiner apikaler Blattspross an einem niedrig gestellten Zweiglein, und einige Fußsprosse entstanden, welche letztere regelmäßig und ziemlich stark wuchsen. Erst am 10. Dez. war eine ganz kleine, gedrungene

Blütentraube mit wenigen offenen Blüten an einem kleinen Zweige zur Entwickelung gelangt, im übrigen entwickelte sich nichts.

Versuch II. *Syringa vulgaris* var. Charles X. Zwei neue Fliederbäumchen wurden ausgegraben und behandelt wie in dem vorigen Versuche. I wurde elektrisiert, II war Kontrollexemplar. Das Exemplar I wurde wieder an 15 Zweigen mit dem positiven Pol der Batterie verbunden; auch unten am Stamme wieder mit mit 3 Nägelchen, wie vorher. Nur waren die Elektroden an der Anode andere. Eine stählerne Nähnadel mit großem Ohr wurde $\pm$ $^1/_2$ cm in den Gipfel jedes Zweiges zwischen den 2 apikalen Knospen eingetrieben, 1. weil ich den Messingverbindungen (s. S. 677) nicht traute und 2. weil ich die Basis der apikalen Knospen mit in den Strom einzubeziehen wünschte.

Dauer der galvanischen Behandlung vom 15. Nov. mittags bis 20. November 10 Uhr morgens, also, wie im vorigen Versuche wieder 5 Tage. Stärke des Stromes etwas geringer, meistens nur 0,03 M.A.

Am 21. Nov. in das nämliche Warmhaus gebracht. Weder I noch II zeigt in den ersten Wochen einigen Fortschritt. Die Temperatur ist aber durchweg jetzt niedriger als im ersten Versuche (die ganz kleine Blütentraube des Kontrollexemplars im vorigen Versuche, die 19. Dez. schon sich geöffnet hatte, stand am 5. Jan. noch in voller Blüte, war also in 17 Tagen nicht verblüht). Am 5. Jan. entwickelte sich eine Blütenknospe an einem dünnen, elektrisierten Zweiglein (I) sehr langsam; es sind keine Sprosse am Fuß entstanden, II hat manche derartige Sprosse, übrigens keine Knospenschwellung. In der letzten Hälfte des Januar steigt die Temperatur; II entwickelt jetzt einzelne Blütentrauben, I nichts.

Die Knospen von I waren nicht tot; im Februar hatte ich Gelegenheit, die Pflanze in ein echtes Treibhaus (20—25° C.), wo auch die Luft genügend feucht gehalten wurde, überzuführen, es stellte sich heraus, dass auch die apikalen Knospen am Leben geblieben waren, und jetzt viele ziemlich normale, aber auch viele dürftige Trauben gaben.

(Auch brachte ich I vom ersten Versuche nach diesem letzten Treibhaus; die apikalen Knospen erwiesen sich hier mitsamt den Internodien bis etwas unter den durchbohrten Punkt als tot.)

Die Vermutung liegt nahe, dass, möge die Vorbereitung durch den Strom beschleunigt sein oder nicht, in Versuch II die Temperatur, welche den Anlass zum Knospenwachstum geben sollte, zu niedrig war. Es konnte sein, dass der stimulierende Einfluss des Stromes, nicht beizeiten durch höhere Temperatur zur Geltung gebracht, nach dem Zeitraum von 3 Wochen nicht nur verloren gegangen war, sondern dass auch der unausgelöste Reiz, der wieder

verschwand, für die Folge die Entwickelungsfähigkeit sogar weiter hinausschob, während II, nicht künstlich gereizt, seine natürliche Entwickelung erhielt, die nur beeinträchtigt wurde, durch die vorhergegangene Periode von relativ zu hoher Temperatur. Außerdem erwies sich aber II nicht als Charles X, sondern als eine nicht genau definierbare Varietät, der Gärtner hatte einen Irrtum begangen. Ich erwähne daher nur der Vollständigkeit wegen diesen Versuch II, der aber gewiss unter ganz abnormalen Verhältnissen verlief.

Versuch III. *Syringa vulgaris* var. Marie Legraye. Diese weiße Varietät lässt sich ziemlich früh, und meistens ohne große Abnormitäten treiben. Das Exemplar sowie seine Kontrollexemplare waren in Topfkultur vorbereitet, also etwas williger für die Treiberei als Freilandpflanzen.

Am 7. Dez. wurden 10 Zweigenden mit dem positiven Pol der Batterie verbunden durch Elektroden, gerade wie im Versuch II, die negativen Elektroden bestanden aus 4 Nägelchen, an der Stammbasis. Am 12. Dez. morgens ausgeschaltet, Dauer der Behandlung also wieder nahezu 5 Tage. Am ersten Tage nur 0,01 M.A.; 8. Dez. die Batterie um 3 Elemente vermehrt (also verdoppelt); Strom von jetzt an bis an das Ende 0,02 M.A. Am 10. Dez. wurden die Nadeln aus den terminalen Enden herausgezogen, und in der Richtung wie im Versuch I quer durch das höchste Internodium dicht unter den Apikalknospen gesteckt. Es trat keine Änderung der Stromstärke ein.

Bis 20. Dez. blieb das Bäumchen jetzt bei einer Temperatur von $+10^0$ C. im Laboratorium, bis es mit anderen Sträuchern nach einem Treibhaus (an einem anderen Orte) geschickt wurde. Am 20. Dez. wurde es im Treibhause einer Temperatur von durchweg 20^0 C. ausgesetzt, mitsamt einer Masse von Kontrollexemplaren, welche bis dahin draußen gestanden, und schon dem Frostwetter ausgesetzt gewesen waren. Das elektrisierte Exemplar entwickelte sich ebenso gut und schnell wie die anderen, die Apikalknospen entwickeln sich auch gut. 11. Jan. blühen, alle schon an vielen Stellen, 18. Jan. Vollblüte, normale Blütentrauben; alles wie Kontrollexemplare.

In diesem Versuche hat also der Reiz des Stromes ebenso kräftig gewirkt wie der Reiz der Frosttemperatur. Der schwache Strom hat nichts geschadet.

Versuche IV, V, VI, VII, VIII, IX, X, XI. Eine Reihe von Sträuchern wurde zusammen dem Einfluss des Stromes unterworfen (s. S. 676), vom 13. Dez. 3 Uhr mittags bis 17. Dez. 2 Uhr mittags, also während 4 Tage. Sie sollen jetzt einzeln erörtert werden, ich stelle aber vorher den Verlauf der Stromstärke bei jedem einzelnen Exemplar zusammen.

	Anfang 13. Dez. 3 Uhr	14. Dez. 10 Uhr morgens	15. Dez. 2 Uhr	16. Dez. 3 Uhr	Ende 17. Dez. 2 Uhr
	Milliampère				
Vers. IV *Syringa* Charl. X	0,037	0,037	0,033	0,033	0,03
„ V *Syringa* Souv. de L. Späth	0,035	0,03	0,03	0,025	0,022
„ VI *Laburnum vulgare*	0,035	0,03	0,03	0,028	0,028
„ VII *Malus Scheideckeri*	0,07	0,06	0,06	0,05	0,05
„ VIII *Azalea mollis* a	0,08	0.058	0,05	0,04	0,04
„ IX *Azalea mollis* b	0,15	0,098	0,098	0,075	0,078
„ X *Viburnum opulus sterile*	0,05	0,04	0,045	0,038	0,038
„ XI *Rhododendron Everestianum*	0,09	0,08	0,09	0,08	0,085

Die Stromstärke war somit sehr ungleich, im allgemeinen nahm sie im Verlauf der 4 Tage etwas ab, bei den Azaleas fiel sie gleich am ersten Tage um ungefähr ein Drittel, dann weniger, bei *Rhododendron* blieb sie sich ziemlich gleich. Der ungleiche Strom bei den verschiedenen Pflanzen war einmal die Folge des Unterschiedes im Widerstand der Holzart, außerdem aber auch der Länge der Zweige, also der in dem Zweige zu durchlaufenden Strecke. Über den Unterschied zwischen *Azalea* a und b siehe weiter unten. Alle diese Sträucher wurden zusammen mit *Syringa* Vers. III nach einem Treibhaus (nicht in meinem Wohnorte) transportiert, wo die Temperatur durchweg 20° C. (oder etwas höher) blieb. Am 20. Dez. wurden sie dahin versetzt.

Versuch IV und V. *Syringa vulgaris* Charles X. und Souvenir de Louis Späth, resp. an 8 und 9 Zweigen am positiven Pol verbunden durch Nadeln, terminal zwischen den Apikalknospen eingesteckt. Sie wurden am 20. Dez. zusammen mit Vers. III im nämlichen Treibhaus untergebracht. Leider vergaß der Gärtner (ich selber war nicht zugegen und der Chef war verreist) Kontrollexemplare von derselben Varietät daneben zu setzen. Die zwei entwickelten sich normal, ganz wie Marie Legraye in Vers. III, zeigten somit ± 11. Januar ihre ersten Blüten an meistens gut entwickelten Trauben und standen 18. Jan. in Vollblüte. Die Apikalknospen hatten auch ausgetrieben, hier und da blieb eine sitzen, aber nicht etwa infolge einer Beschädigung durch die Behandlung. Wiewohl keine Kontrollex. vorhanden waren, liegt es nahe, zu glauben, dass hier, wie bei Vers. III die Elektrisierung wenigstens gerade soviel Reiz geübt hat wie sonst die Frosttemperatur.

Versuch IV. *Laburnum vulgare.* Zwei möglichst gleiche Exemplare aus dem nämlichen Boden ausgewählt. Das eine, I, an

8 Zweigen mit Nadeln ganz wie vorher am positiven Pol verbunden, unten an der Stammbasis mit 4 Nägelchen am negativen Pol. II. Kontrollexemplar. Am 11. Jan. noch keine Entwickelung; 7. Febr. einzelne zerstreute Blütentrauben, sowohl bei I wie bei II. Dass I die erste Traube (26. Jan.) zeigte, war vielleicht Zufall. Es entwickelten sich aber bei I viele Trauben, so dass man 18. Febr. viel mehr Blüten beobachtete als bei II, welches nicht viel größere Entwickelung erlangte als es am 7. Febr. besaß, Die oberhalb der Nadelstellen sich befindenden Knospen zeigen bei I eine Neigung, einzutrocknen, die erste Knospe unter der Anode wird hier und da entschieden bevorzugt. (Schluss folgt.)

Das „Gedächtnis“ der Keimzelle und die Vererbung erworbener Eigenschaften.

Von Hermann Kranichfeld, Konsistorialpräsident a. D.

(Schluss.)

Noch künstlicher werden die Annahmen, welche Semon machen muss, um aus seinem Prinzip die Ekphorierung verschiedener mnemischer Erregungen in der regelmäßigen Aufeinanderfolge, wie sie die Entwickelung fordert, abzuleiten. Wenn sich die Zellen stets genau in der Weise differenzieren, wie es ihrer Lage entspricht, wenn also, wie wir sagten, sich die Zelle $C_{1\alpha}$ stets zu den Zellen $D_{1\alpha^1}$ und $D_{1\alpha^2}$ und nicht zu den Zellen $D_{2\alpha^1}$ und $D_{2\alpha^2}$ u. s. w. entwickelt, deren Engramme sie ja auch enthält, so kann man zunächst denken, dass die Auslösung der richtigen Engramme durch den „Positionsreiz“ erfolgt. Nach Semon soll derselbe auch beteiligt sein, aber nicht ausreichen, um alle Tatsachen zu erklären. Denn wenn bei den sichentwickelnden Eiern der Ctenophoren, Echinodermen, Ascidien und Mollusken auf dem Zweier-, Viererund Achterstadium durch operative Eingriffe die Hälfte, bezw. drei Viertel oder sieben Achtel der Zellen entfernt werden, so entwickelt sich event. die übrigbleibende Zelle so weiter, wie sie es ohne Eingriff getan haben würde[1]). Der Positionsreiz war nach dem operativen Eingriff unzweifelhaft ein anderer geworden. Wenn der Ablauf der Entwickelung dessen unerachtet ungestört vor sich geht, so beweist dies, dass er nicht vom Positionsreiz allein geregelt wird. Was ihn hier sichert, soll nun die Aufeinanderfolge der Engramme sein. Dieselbe Anordnung, in der sich die originalen Erregungskomplexe zeitlich aneinandergereiht haben, zeigt sich nach Semon in irgendwelcher Weise in den Protomeren engraphisch

---

1) Das erste derartige, am Froschei gemachte Experiment stammt übrigens nicht, wie Semon sagt, von Driesch, sondern von Roux.

fixiert und tritt bei jeder Ekphorie wieder zutage, so dass die ontogenetische Entwickelung, wenn sie einmal eingeleitet ist, nach dem Gesetz der mnemischen Sukzession regelmäßig ablaufen muss, auch wenn die Positionsreize aussetzen oder sich ändern sollten.

Semon vermag aber zunächst selbst nicht anzugeben, in welcher Weise eine solche Sukzession etwa engraphisch fixiert sein könnte. Er sagt darüber nur, dass in dem Rahmen zweier aufeinanderfolgender Engrammkomplexe bestimmte Engramme näher miteinander verwandt seien. „Innerhalb zweier sukzedent assoziierter Engrammkomplexe besteht eine innigere Assoziation zwischen Engrammen gleicher Reizqualität, ebenso sind innerhalb einer Reizqualität Engramme verwandten Ursprungs enger assoziiert als solche entfernter Verwandtschaft. Enger assoziiert bedeutet dabei stärker aufeinander ekphorisch wirkend." Das sind Worte, welche die Behauptung Semon's umschreiben, ohne jedoch den angenommenen Vorgang zu erklären. Das Problem kompliziert sich nun aber noch dadurch, dass die Entwickelung ja nicht einreihig fortgeht, sondern in fortwährenden Verästelungen verläuft. Die Zellen teilen sich und jede der beiden neuen Zellen schlägt wenigstens in der Regel — ihren besonderen Entwickelungsgang ein. Es müssen sich daher auch die mnemischen Sukzessionen von Erregungen von Phase zu Phase gabeln. Das Rätsel einer engraphischen Fixierung solcher sich gabelnder Sukzessionen versucht Semon nicht einmal zu lösen. Doch glaubt er wenigstens eine Analogie der für das Protomer angenommenen Vorgänge in gewissen Erscheinungen der musikalischen Reproduktion zu besitzen. „Ein wirklich musikalischer Mensch, dem ein polyphones Musikstück wiederholt vorgespielt oder vorgesungen worden ist, vermag nach einiger Zeit den Ablauf jeder einzelnen Stimme für sich innerlich zu reproduzieren oder auch singend oder spielend wiederzugeben." Die Aufeinanderfolge der verschiedenen mnemischen Erregungen in den sich auseinander entwickelnden Zellen wäre, wenn wir diesen Vergleich weiter ausführen, etwa zu vergleichen mit dem Auseinandergehen der Stimmen in einem Chor, der einstimmig beginnt, dann von Takt zu Takt zweistimmig, vierstimmig, achtstimmig u. s. w. wird. Zuletzt würden es nach Semon zahllose, Millionen und Abermillionen Stimmen sein, deren jede ihre Partie sänge. — Diese Analogie ist aber offenbar unzutreffend.

Vergleichen wir die Sukzession der Entwickelung und die Sukzession der Assoziation miteinander, so springt vor allem ein Unterschied in die Augen. Wir haben es dort mit einem wesentlichen, hier mit einem akzidentiellen Charakter zu tun. Überlassen wir uns dem freien Spiel der Assoziation, so tritt bei dem Kommen und Gehen der sich drängenden Erinnerungsbilder ihr zeitliches Verhältnis ganz zurück. Eine Ausnahme machen nur die Ton- und Wortfolgen. Was aber hier Glied an Glied reiht, ist nicht eine

„nähere Verwandtschaft" der aufeinanderfolgenden Erregungszustände, auch nicht etwa der Umstand, dass die Tonfolgen an sich „innerhalb jeder Stimme enger assoziiert sind als von einer Stimme zur anderen"; es ist vielmehr die Verbindung der Töne zu einem geordneten Ganzen, als dessen Teile sie einen bestimmten Platz einnehmen. Dass das so ist, ergibt sich daraus, dass auch der musikalischste Mensch nicht imstande ist, sich 100 Töne, welche weder durch Takt, noch durch Melodie verbunden sind, in ihrer Aufeinanderfolge einzuprägen. Gehen wir nun aber der Ursache jener Verbindung nach, so stoßen wir wieder auf die Apperzeption.

Es gilt von den rhythmischen Gebilden, den größeren Ton- und Wortgebilden u. s. w. dasselbe, was wir früher von den Einzelvorstellungen sagten. Mögen sie sich auch durch die Anzahl der Elemente, d. h. der Reizerregungen, aus welchen sie sich aufbauen, unterscheiden; mag hier aus wenigen Schwingungen die Einzelvorstellung eines Tones entstehen — für sie reichen schon zwei Schwingungen aus — mag sich dort ein Takt erst aus mehreren Tönen, eine Melodie, ein Satz, eine Symphonie u. s. w. erst aus zahlreichen Takten zusammenfügen; — das eine gilt hier wie dort: Es kann die Gesamtvorstellung wie die Einzelvorstellung nur durch die Apperzeption zustande kommen. Und wie es ohne Apperzeption keine Vorstellung gibt, so gibt es weiter ohne Vorstellung keine Erinnerung.

Man könnte dem vielleicht entgegenhalten, dass es möglich ist, ein Musikstück ganz mechanisch wie im Schlafe abzuspielen, so dass die Finger von selbst die Tasten finden und die Reproduktion jedenfalls ohne irgendeine bewusste Vorstellung des Spielers erfolgt. Aber auch in diesem Falle muss das Musikstück wenigstens vorher Gegenstand seiner Vorstellung gewesen sein. Wie sich Reihenfolgen von Tönen, die sich nicht durch Takt, Melodie u. s. w. zu einem Ganzen verbinden lassen, nicht dem Gedächtnis einprägen, so können sie natürlich auch nicht mechanisch wiederholt werden.

So gelangen wir von verschiedenen Seiten zu dem Punkte, welcher das supponierte Gedächtnis der Keimzelle und das Gedächtnis des Kopfes als zwei verschiedene, gar nicht vergleichbare Dinge erscheinen lässt. Denn auch Semon geht nicht so weit, bei der Keimzelle Apperzeption vorauszusetzen.

Die von Semon aufgestellte Behauptung, dass es sich bei Erinnerung und Vererbung um identische Vorgänge handle, lässt sich daher, wenn wir die Frage vom psychologischen Standpunkte aus anfassen, nicht halten.

Kurz möchte ich noch darauf hinweisen, dass auch die biologischen Tatsachen gegen die Verkuppelung von Vererbung und Erinnerung sprechen. Ich will nur zwei Punkte berühren. Der eine betrifft den angeblichen Hauptbeweis der Semon'schen Theorie.

Es sollen von dem Grundsatz, dass gleiche Ursachen gleiche Wirkungen haben, nur zwei Gruppen von Erscheinungen eine Ausnahme machen. Als solche bezeichnet er zunächst „die mnemischen Erregungen (des Gehirns) mit den aus ihnen resultierenden Reaktionen". Während ein originaler Erregungskomplex (d. h. eine Vorstellung) nur als Wirkung eines ganz bestimmten originalen Reizkomplexes auftritt, kann die Auslösung des entsprechenden mnemischen Erregungskomplexes (d. h. des Erinnerungsbildes) durch einen beliebigen Teil des ersteren erfolgen.

„Wir stehen am Golf von Neapel; vor uns sehen wir Capri liegen, neben uns spielt ein Leiermann auf einem großen Pianoforteleierkasten, aus einer benachbarten Trattorie dringt ein eigentümlicher Ölgeruch an uns heran" — —. „Nach Jahren noch löst nun ein ähnlicher Ölgeruch wieder auf das lebhafteste das optische Engramm des damals gesehenen Capri aus."

Die analoge Erscheinung treffen wir nach Semon bei den schon erwähnten operativen Eingriffen auf den ersten Entwickelungsstadien der Eizelle an, wo die normale Entwickelung vor sich geht, auch wenn „von den gewöhnlich vorhandenen Voraussetzungen große, bis zu einem gewissen Grade beliebig große Abstriche gemacht werden." Semon schließt daraus, dass die mnemischen und die ontogenetischen Prozesse gleichartig sein müssen. Doch kann man diesen Schluss nicht gelten lassen, weil die beiden Prozesse tatsächlich gar nicht diese eigentümliche Sonderstellung einnehmen, die Semon voraussetzt. Zunächst handelt es sich bei ihnen nur um Auslösungen. Für Auslösungen gilt aber die Regel: Gleiche Ursachen, gleiche Wirkungen; verschiedene Ursachen, verschiedene Wirkungen — überhaupt nicht[1]). Bei einem Felssturz ist die Wirkung die gleiche, ob der Frost das Gefüge allmählich gelockert, oder ob ein Erdbeben es plötzlich gesprengt hat. Dann haben zweitens, auch abgesehen von dem Auslösungscharakter, alle biologischen Vorgänge den gemeinsamen Charakter, dass ihr Ablauf nur teilweise von den äußeren Faktoren abhängig ist. Das finden wir bei den Vorgängen des Stoffwechsels ebenso, wie bei denen der Entwickelung. Dass dabei der Grund nicht in den von Semon angenommenen mnemischen Gesetzen liegt, ergibt sich daraus, dass bei den Vorgängen des Stoffwechsels der normale Ablauf nicht nur bei einer Teilwirkung der äußeren Faktoren, sondern auch bei einem Überschuss derselben vor sich geht. Letzteres findet in den mnemischen Gesetzen keine Erklärung.

Vor allem scheinen mir aber die Mendel'schen Gesetze im offensichtlichen Widerspruch mit der Semon'schen Auffassung zu stehen. Da sich nach Semon bei der Kreuzung die Mnemen der

1) Vgl. auch W. Roux, Entwickelungsmechanik 1905, S. 15 ff.

Eltern in ihrer Totalität vereinigen, muss er zur Erklärung der Mischcharaktere der Jungen zu der gekünstelten Hypothese der alternativen Ekphorierung der bezüglichen Engramme seine Zuflucht nehmen. In keiner Weise vermag diese nun dem gesetzmäßigen Auftreten der Eigenschaften der Eltern in den Bastarden der Mendel'schen Kreuzungen gerecht zu werden. Diese geradezu wunderbare Gesetzmäßigkeit lässt sich vollständig verstehen, wenn man die Annahme macht, dass die Anlagen von diskreten materiellen Teilen repräsentiert werden. Man kann sie dann sogar im voraus berechnen; bei der Semon'schen alternativen Ekphorierung lässt sich dagegen überhaupt kein Grund für dieselbe auffinden. So ist die Annahme, dass das Substrat der Anlagen in diskreten materiellen Teilen besteht, jedenfalls die wahrscheinlichere. —

Als Resultat unserer bisherigen Untersuchungen ergibt sich, dass die Semon'sche Annahme einer Identität der Gesetze der Vererbung und der Assoziation nicht zulässig ist.

Damit ist der eigentliche Nerv der Semon'schen Beweisführung durchschnitten.

Vergegenwärtigen wir uns noch einmal das Gefüge seiner Schlussfolgerungen. Wenn Semon durch eine Analogie mit den Vorgängen der Erinnerung die Vorgänge der Vererbung zu erklären sucht, so deutet er dabei zunächst nur Unbekanntes durch Unbekanntes. Denn direkt vergleichbar sind nur Prozesse gleicher Ordnung; in unserem Falle die physischen Prozesse im Keimplasma mit den die Assoziation begleitenden physischen Prozessen im Gehirn. Über letztere können wir aber, da keine Möglichkeit der Beobachtung besteht, direkt nichts ausmachen. Die Voraussetzung, dass bei der Assoziation ein vollständiger Parallelismus zwischen physischen und psychischen Geschehen stattfindet, bringt uns wohl einen Schritt weiter. Wir können durch eine Analyse der Bewusstseinserscheinungen in exakter Weise die Gesetzmäßigkeit in dem Verlaufe der psychischen Vorgänge feststellen. Gilt die Voraussetzung, so haben wir damit zugleich auch auf indirektem Wege die Gesetzmäßigkeit der physischen Assoziationsvorgänge ermittelt.

Diese Erkenntnis bleibt aber nicht nur an die Voraussetzung gebunden, sie bezieht sich auch nur auf den Rhythmus des Ablaufes im großen und ganzen, ohne dass wir über die Art der physischen Assoziationsvorgänge selbst irgendeine Vorstellung gewinnen könnten. Es muss zwar, wie wir sahen, dem Auftauchen der Erinnerungsbilder entsprechend auch im Protoplasma des Gehirns eine materielle Disposition vorhanden sein, infolge deren auf einen Anstoß hin ein bestimmter Ablauf von Veränderungen wiederkehrt — diese Gesetzmäßigkeit folgt aus der Voraussetzung --, aber wir bleiben dabei doch ganz im Dunkeln darüber, in was für Strukturen

jene Dispositionen etwa bestehen, welche Veränderungen dann, wenn dieselben ausgelöst sind, im Gehirn ablaufen, ob wir es dabei mit chemischen oder physikalischen Vorgängen zu tun haben u. s. w. Denn die beobachteten psychischen Vorgänge gehören einem Gebiete von anderer Ordnung an als die physischen und es können darum „die logischen Folgerungen aus Tatsachen der Bewusstseinszustände immer nur auf Tatsachen derselben Art Anwendung finden und niemals auf Vorgänge, die uns als Wahrnehmungen von Vorgängen außerhalb unseres Ich erscheinen"[1]).

Die Hypothese des psycho-physischen Parallelismus bringt uns daher noch nicht über den toten Punkt unseres Problems hinweg. Wir stehen, auch wenn wir sie gelten lassen, noch immer vor der scheinbar unlösbaren Aufgabe, die physischen Vorgänge, die bei der Erinnerung bezw. der Vererbung angenommen werden müssen, als gleich nachweisen zu sollen, obgleich wir die einen so wenig als die anderen kennen.

Erst dadurch, dass Semon ein neues Moment in der von ihm behaupteten Identität der Gesetze der Erinnerung und der Vererbung in die Deduktion einführte, eröffnete sich die Aussicht, auf „synthetischem Wege" weiter zu kommen. Würde diese Identität neben jener Identität der Gesetze des physischen und psychischen Geschehens bei der Erinnerung, die allgemein vorausgesetzt wird, tatsächlich bestehen, dann müssten auch die physischen Vorgänge bei der Erinnerung und der Vererbung als gleichartig angesehen werden, denn wir könnten hier, wo es sich um zwei physische Vorgänge handelt, den Schluss von der Identität der Gesetze auf die Gleichartigkeit der Vorgänge machen; und es wäre damit die vollkommene Analogie von Erinnerung und Vererbung erwiesen. Wir hätten sie darum trotz der Schwierigkeiten, die ihre Vorstellung macht, anzunehmen.

In betreff unserer Vorstellungen über die Vorgänge selbst würden wir freilich immer noch auf bloße Erklärungshypothesen angewiesen bleiben, doch wäre auch da bei einer Identität der Gesetze der Erinnerung und der Vererbung ein sicherer Boden für die Konstruktion derselben gegeben. Denn es werden in diesem Falle die Erklärungsmöglichkeiten eingeengt; wir sind dann nämlich auf die Hypothesen beschränkt, welche die Tatsachen beider Erscheinungsgebiete, d. h. die der Assoziation und der Vererbung zugleich zu erklären vermögen. — Die Anzahl derselben kann in jedem Falle nur eine kleine sein. Würde es aber Semon unter der gemachten Voraussetzung gelungen sein zu zeigen, dass seine Engrammtheorie dieser Forderung sogar allein entspräche, so hätte er damit diese Theorie zu dem Grad von Gewissheit, welche man

1) J. Rosenthal; Biol. Centralbl. 1905, S. 368.

bei Erklärungshypothesen überhaupt erlangen kann, erhoben. Wir sehen so, dass der von Semon für die Wahrheit der Hering'schen Analogie, wie der Engrammtheorie geführte strenge Beweis mit dem Nachweis der Identität der Gesetze der Vererbung und Erinnerung steht und fällt.

Eine entferntere Analogie könnte man freilich noch gelten lassen, wenn auch eine wirkliche Identität der Gesetze nicht vorhanden ist. Als einen Hinweis auf eine solche hätten wir es anzusehen, wenn wir in der Engrammtheorie tatsächlich die einzige, bezw. beste Erklärung für beide Erscheinungsgebiete erblicken müssten. Auch das ist aber nicht der Fall, jedenfalls gilt es nicht hinsichtlich der Vorgänge der Erinnerung.

Die hervorragendsten Psychologen und Biologen (W. Wundt, W. Roux)[1]) suchen eine Erklärung für dieselben nicht in „Spuren“, die etwa den Semon'schen Engrammen entsprechen, sondern in den Vorgängen der funktionellen Anpassung. Und zweifellos lassen sich mit Hilfe dieser Hypothese die von Semon für seine Theorie geltend gemachten Tatsachen noch einfacher und widerspruchsloser erklären als mit Hilfe der „Engramme“. Das Gedächtnis beruht dann auf der funktionellen Anpassung der Nervenbahnen, welche die verschiedenen Reizerregungen zu einer Vorstellung vereinigen. Was eingeübt wird, ist vor allem die Herstellung der Verbindung. Je häufiger die Vereinigung der Komponenten zu einer Vorstellung eintritt, je bestimmter die Ordnung ist, in welcher sie sich zu vollziehen pflegt, je gesonderter die Wege der Vereinigung sind, desto leichter und sicherer muss unter dieser Voraussetzung die Erneuerung der Vorstellung erfolgen. Dementsprechend haften tatsächlich, wie ja auch Semon hervorhebt, häufig wiederholte Eindrücke besser als lange, ununterbrochen andauernde; Melodien, bei denen die Töne immer in derselben Ordnung aufeinander folgen, sicherer als Gesichtseindrücke, die bald von dem einen, bald von dem anderen Punkt aus entstehen; disparate Vorstellungen, bei denen, wie in dem von Semon oft zitierten Beispiel von Capri Geruchs-, Gehör- und Gesichtseindrücke vereinigt sind, fester als homogene. Fasst man das Gedächtnis als einen Fall funktioneller Anpassung auf, so erklärt sich aber auch, warum es überhaupt unmöglich ist, ein bestimmtes Bild wirklich vollständig zu reproduzieren. Es schließen sich an eine Verbindung von mnemischen Reizerregungen infolge späterer Einübung, bald in der einen, bald in der anderen Richtung andere an, die bei der Originalerregung nicht mit ihnen verbunden waren. So können wir uns den Verlauf der physischen Prozesse, welche mit der Assoziation verbunden

---

1) W. Wundt, Physiologische Psychologie. — W. Roux, Der züchtende Kampf der Teile. 1881.

sind, an der Hand eines uns bekannten biologischen Vorganges deutlich machen, ohne dass wir unsere Zuflucht zu den erdachten Semon'schen Engrammen nehmen müssten.

Viel schwerer ist es, zu einer befriedigenden Theorie der Vererbung erworbener Eigenschaften zu kommen. Fragen wir daher noch, ob die Engrammtheorie -- wenn wir sie nur auf die Vererbung anwenden — uns wenigstens diesen Vorgang deutlich machen kann. Was die Lösung des Problems einer Vererbung erworbener Eigenschaften so schwierig erscheinen lässt, ist der Gegensatz zwischen dem Keimplasma, dem Träger der Vererbung, und dem somatischen Idioplasma, aus welchem die neuen Bildungen hervorgehen sollen. Die Annahme eines solchen Gegensatzes ist nicht, wie Semon meint[1]), willkürlich von Weismann aufgestellt; sie ergibt sich vielmehr, wie mir scheint, von selbst aus den Tatsachen und den auch von Semon zugestandenen Voraussetzungen. Existiert eine Vererbungssubstanz; d. h.: Ist die Vererbung an die bestimmte Beschaffenheit irgendeines materiellen Teiles im Organismus gebunden, so fordert die Tatsache der außerordentlich großen Konstanz der Arten auch die Annahme einer außerordentlich großen Konstanz in der Beschaffenheit dieser Substanz. Und auch die weitere Folgerung Weismann's ist schwer zu umgehen, dass sich das ursprüngliche Keimplasma bei der individuellen Entwickelung in zwei Teile scheidet, von denen der eine unverändert bleibt und der Fortpflanzung dient, während der andere, in die Entwickelung eingehend, die Formen des ausgebildeten Organismus annimmt, die wohl als Anlage schon im ursprünglichen Keimplasma enthalten waren, aber nicht wieder zu Anlagen werden können. Dieser scheinbar selbstverständliche und doch so geniale Gedanke Weismann's vereinfacht die ganze biologische Betrachtungsweise, indem er das schwierige Problem der Vererbung ausschaltet, bezw. auf das Problem des Wachstums reduziert; aber er lässt auch die Keimsubstanz dem Soma gegenüber als etwas Selbständiges erscheinen, und weist ihr ein eigenes Schicksal zu. Da es die Tatsache der relativen Konstanz der Arten ist, welche ihn uns aufdrängt, kann ich nicht verstehen, wie wir von ihm loskommen sollen, wenn es sich herausstellt, dass wir die erbungleiche Teilung aufgeben müssen[2]). Es ist doch für die Beantwortung dieser Frage ganz unwesentlich, ob das Reservekapital an unverändertem Keimplasma ausschließlich an einer bestimmten Stelle des Körpers, in den Geschlechtszellen, oder auch in bestimmten Teilen der anderen Zellkerne aufgespeichert ist. Vorhanden kann es jedenfalls auch in den somatischen Zellkernen sein. Die Stecklinge einer Weide werden zu ebenso unver-

1) Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiologie 1907, S. 29 ff.

2) R. Semon, Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiologie 1907, S. 38.

änderten Repräsentanten der Art, wie die aus dem Samen gezogenen Pflanzen.

Die Unveränderlichkeit des Keimplasmas ist nun nach Weismann wohl eine außerordentlich große, aber keine absolute. Nicht nur durch die Vermischung verschiedener Keimplasmen bei der Befruchtung, sondern auch durch die direkte Einwirkung äußerer Faktoren wird das Keimplasma unmerklich, aber ununterbrochen modifiziert, so dass es nach Jahrtausenden und Jahrmillionen schließlich eine andere Struktur erhalten kann. Daraus folgt, dass auch die Zustände des Soma, welche für das Keimplasma die nächste Außenwelt bedeuten, nicht ohne jeden Einfluss auf das Keimplasma sein können. Wenn Weismann dessen unerachtet den Gedanken einer „Übertragung von Erwerbungen des Personalteiles auf den Germinalteil“ ablehnt, so will er damit nicht jenen Einfluss überhaupt, sondern nur die Möglichkeit in Abrede stellen, dass bei bestimmten Neubildungen an einzelnen Teilen des Soma auch korrespondierende Abänderungen in der Struktur des Keimplasma eintreten[1]). Während kein Grund vorhanden ist, warum wir prinzipiell jede Einwirkung des Soma auf das Keimplasma ausschließen mussten, könnten wir uns in der Tat eine solche korrespondierende Abänderung weder durch einen erdachten Mechanismus, noch durch irgendeine Analogie (O. Hertwig: Telephon, Phonograph, photographische Platte) deutlich machen, da es sich nicht um eine einfache Übertragung der Neubildung auf das Keimplasma, sondern um einen Vorgang handeln würde, den W. Roux treffend als „Implikation“ bezeichnet hat, d. h. um „die Zurückverwandlung von Entwickeltem in Unentwickeltes“ und die „Einfügung desselben an der rechten Stelle der impliziten Struktur des Keimplasmas“[2]). Das ist aber ein Problem, das so wenig mechanisch lösbar ist, wie das Problem eines Telegraphen, welcher ein in deutscher Sprache aufgegebenes Gedicht in chinesischer Sprache niederschreiben soll (Weismann).

Da das Problem nicht zu lösen ist, kann es nur eliminiert werden. Bei der Semon'schen Engrammtheorie ist dies nicht geschehen. Es bleibt ungelöst bestehen. Dazu kommt noch, dass bei ihm die Roux'sche „Explikation“ der Anlagen ebensowenig wie die Implikation vorstellbar ist. Wenn die ontogenetische Entwickelung von neuen Erwerbungen stets den Verlauf nähme, wie wir

1) Weismann, Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiologie 1906, S. 10: „Allgemeine den ganzen Körper betreffende Abänderungen, wie bedeutende Größe und schnelles Wachstum können nicht gleich gestellt werden „der Vererbung erworbener Abänderungen“, wie sie das Lamarck'sche Prinzip voraussetzt, denn bei diesen handelt es sich um Abänderungen einzelner Teile, und diese können nur erblich werden, wenn ihre Anlagen im Keimplasma sich ändern.“

2) W. Roux, Die Entwickelungsmechanik 1905, S. 218.

ihn bei *Salamandra atra* in betreff des Kiemenverlustes beobachten, dass nämlich der Entwickelung der Neuerwerbung immer der scheinbar unveränderte frühere Endzustand unmittelbar voranginge, so könnte man das Semon'sche Schema leicht auf die Explikation anwenden. Aber die ontogenetische Rückbildung der Kiemen bei *Salamandra atra* bildet eine in den Lebensbedürfnissen des Embryo begründete Ausnahme. Die Regel ist, dass die Organe der Tierarten nicht erst in ihrem entwickelten Zustand, sondern „in jedem Stadium, welches sie während ihrer individuellen Existenz durchlaufen, verschieden sind.“ Bei dem Maulwurf z. B., bei welchem die Verkümmerung des Auges wahrscheinlich, ebenso wie bei *Salamandra atra* die der Kiemen, der jüngsten Zeit angehört, „wird die Linse nicht erst im Laufe der Entwickelung, nicht erst beim erwachsenen Tiere rudimentär, sondern sie wird schon von Haus aus als rudimentäres Organ angelegt. Schon in dem ersten Stadium ist die Anlage der Linse kleiner und zellenärmer als sonst bei Säugetieren, ebenso ist sie auch in allen folgenden Stadien weniger entwickelt und weniger differenziert“ [1]). Diese zeitlichen und örtlichen Verschiebungen der ursprünglichen phylogenetischen Bildungsvorgänge, wie wir sie im Verlaufe der Ontogenie nicht als Ausnahme, sondern als Regel finden, müssten daher die Kette der ablaufenden Engramme immer wieder abreißen lassen. Dieselbe Wirkung würde die in den Verlauf der Ontogenie sich etwa einschaltenden epigenetischen Neubildungen haben. Die Semon'sche „Homophonie“ vermag, soviel ich sehen kann, diese Schwierigkeiten nicht zu beseitigen.

Wie so die auf die Vererbung erworbener Eigenschaften angewandte Semon'sche Engrammtheorie, auch wenn wir sie für sich betrachten, in wesentlichen Punkten versagt, so kann sie nun auch nicht den Anspruch erheben, der einzige in Betracht kommende Lösungsversuch zu sein. In dieser Hinsicht möchte ich einen Gesichtspunkt geltend machen, von dem man zu einer Erklärung der in Rede stehenden Erscheinungen gelangen kann, die zwar eine nur beschränkte Anwendung finden, aber doch in den betreffenden Fällen wenigstens von den oben berührten Mängeln frei sein würde.

Die eine Hauptgruppe der erworbenen Eigenschaften besteht in den Standortsmodifikationen. Sie beruhen nach Detto auf „polytropen“ Anlagen, deren Auslösung von bestimmten, auf die Organismen einwirkenden äußeren Faktoren abhängig ist. Würden wir nun beobachten, dass eine Standortsmodifikation sich vererbte, dass also etwa die alpine Form einer Pflanze bei einer nach längerer Zeit vorgenommenen Rückverpflanzung vom Gebirge in die Niede-

1) Rabl, Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 67, 1900, S. 98.

rung bei den Nachkommen erhalten bliebe, so wäre dies eine Vererbung erworbener Eigenschaften; sie würde aber nichts anderes bedeuten, als die Verwandlung einer polytropen Anlage in eine monotrope. Eine solche ließe sich auf eine Verstärkung der der alpinen Modifikation entsprechenden Keimanlage bezw. auf eine Schwächung der gegensätzlichen Anlage zurückführen. Man könnte dabei eine direkte Einwirkung der äußeren Faktoren auf das somatische Idioplasma und auf das Keimplasma annehmen. Der Vorgang bliebe aber auch vorstellbar, wenn die Umstände eine solche Annahme ausschlössen. Würde sich beim Standortswechsel zunächst auch nur das somatische Idioplasma ändern, indem nur in ihm die Biophoren der Determinanten, welche die nun dominierende polytrope Anlage bilden, sich vermehrten bezw. die der zurückgedrängten Anlage sich verminderten, so ließe es sich doch hier sehr wohl denken, dass allmählich auch in dem Keimplasma, in welchem unter den gemachten Voraussetzungen die korrespondierenden Anlagen schon vorhanden sind, bei einer längeren Dauer der neuen Verhältnisse nach den Gesetzen der Korrelation eine gleiche Vermehrung oder Verminderung der betreffenden Biophoren einträte. Wir hätten dann freilich eine organische Reizleitung zwischen Soma und Keimplasma anzunehmen. Der Umstand, dass eine Vererbung erworbener Eigenschaften, wenn sie existiert, jedenfalls sehr selten vorkommt, weist uns darauf hin, dass für eine solche Reizleitung große Hindernisse vorhanden sein müssen, schließt sie aber nicht prinzipiell aus. So könnten wir rein theoretisch die Entstehung der beiden von Weismann l. c. angeführten Lokalvarietäten der Hochgebirgs- und Tieflandsfichte, von denen die Nadeln der einen den Charakter des Lichtblattes, die der anderen den des Schattenblattes tragen und ihn auch bei einer Verpflanzung behalten, auch auf eine Verwandlung von Fichten mit polytropen in solche mit monotropen Anlagen zurückführen. Denn die Buche, welche je nach den Verhältnissen bald Schattenblätter, bald Lichtblätter hervorbringt, zeigt uns, dass die beiden Blattypen als polytrope Anlage wenigstens vorkommen können.

Es lässt sich diese Auffassung aber noch erweitern. Nach den Versuchen von Julius Sachs, Klebs u. a. haben wir solche polytropen Anlagen nicht nur bei den Arten, welche deutlich ausgeprägte Standortsmodifikationen zeigen, sondern in größerer oder geringerer Mannigfaltigkeit bei allen Organismen anzunehmen. Durch Experimente lässt sich noch ein „Reichtum von Gestaltungen erschließen, die in der innersten Struktur jeder Art verborgen ruhen“ und uns in den als „normal und typisch bezeichneten Erscheinungen“ „nur zum kleinsten Teile“ entgegen treten (Klebs)[1]).

1) Biol. Centralbl. 1904, S. 290ff.

Es wird daher in den meisten Fällen zweifelhaft bleiben, inwieweit nicht eine Neubildung nur auf einer kombinierten Aktivierung schon vorhandener Determinanten des somatischen Idioplasmas beruht. Sie könnte dann ebenso wie die Standortsmodifikationen durch korrelate Verstärkung der korrespondierenden Determinanten im Keimplasma erblich werden. In gleicher Weise ließe sich bei einer auch noch so geringen wechselseitigen Abhängigkeit von somatischem Idioplasma und Keimplasma denken, dass eine Anlage, nachdem sie schwächer und schwächer geworden ist, schließlich ganz verschwindet. Da damit aber nicht nur eine Veränderung der Strukturelemente, sondern der Struktur selbst gegeben sein würde, müsste die korrelate Reduktion bezw. der Zerfall im Keimplasma wegen der Implikation tiefer greifen als im somatischen Idioplasma. Dem entspräche dann die Entwickelung der Linse des Maulwurfes, bei welcher die Reduktion bis in die erste Roux'sche Hauptperiode, die Periode der Organanlage hineinreicht.

Bei einer solchen Betrachtungsweise verliert die Vererbung erworbener Einrichtung freilich ihre Bedeutung für die Phylogenie, da man es bei ihr dann nicht mehr mit einer eigentlichen Weiterentwickelung, mit einem neuen Stammeserwerb, sondern nur mit einer Umprägung alten Besitzes zu tun hätte. Doch würde dadurch allein der Wert der Hypothese nicht beeinträchtigt. Es fragt sich nur zunächst, ob sie auch stand hält, wenn es heißt: Hic Rhodus, hic salta! D. h. ob sie zur Erklärung der Fälle von Vererbung erworbener Eigenschaften ausreicht, welche Semon noch festhält. Es ist das eine relativ kleine Zahl.

In erster Linie handelt es sich um die von E. Fischer und M. v. Chauvin ausgeführten Versuche. E. Fischer hat durch Einwirkung einer niedrigen Temperatur (— 8° C.) auf die Puppen des „deutschen Bär“ (*Arctia caja*) einige stark abweichende Formen erzielt. Ein Paar dieser abgeänderten Schmetterlinge brachte er zur Fortpflanzung. Aus den Eiern derselben gingen 173 Schmetterlinge zweiter Generation hervor, von denen 17 ähnliche Abweichungen wie die Eltern zeigten, ohne dass ihre Puppen der Kälteeinwirkung ausgesetzt gewesen wären. Man kann hier von einer Vererbung erworbener Eigenschaften, wenigstens im weiteren Sinne, sprechen. Diesen Ergebnissen E. Fischer's lassen sich die an die Seite stellen, welche M. v. Chauvin bei ihren Versuchen mit dem Axolotl erhalten hat. Bekanntlich verliert der zu den Perennibranchiaten gehörende Axolotl (*Siredon pisciformis*) seine Kiemen, wenn ihm auf einer gewissen Entwickelungsstufe das Wasser entzogen wird; er wird zu einer lungenatmenden Landform, dem *Amblystoma*. M. v. Chauvin brachte die letztere zur Fortpflanzung. Das Merkwürdige war nun, dass die Jungen von *Amblystoma* freiwillig das Wasser verließen und sich in die Landform verwandelten, ob-

wohl sie unter den dem Axolotl zusagenden Bedingungen gehalten wurden.

Wir haben es beim *Amblystoma* zweifellos, bei der Fischer'schen *Arctia caja* wahrscheinlich mit Atavismus zu tun. Solche Rückschläge sind in der Pflanzenwelt nicht selten. Nach Semon sollen sie bei dem Individuum dann auftreten, wenn die Verhältnisse, unter welchen die ursprüngliche Art lebte, wieder hergestellt werden. Beim *Amblystoma* scheint diese Voraussetzung auch zuzutreffen. Doch ist dies durchaus nicht immer der Fall. So ergibt sich aus Untersuchungen von Hugo de Vries, dass bei Pflanzen Rückschläge vorkommen, wenn die Entwickelung überhaupt nur unter ungünstigen Vegetationsbedingungen verläuft. Damit steht auch eine Beobachtung im Einklang, die ich im Bad Elster machen konnte. Es waren in den dortigen Parkanlagen wegen des relativ rauhen Klimas und des kalten Bodens fast alle buntblätterigen Ziersträcher zum alten Typus zurückgekehrt und brachten ausschließlich grüne Blätter hervor. Interessant war, dass sich die Erscheinung vor allem bei den Sträuchern zeigte, die auch in der grünblätterigen Varietät anspruchsvoll sind.

Es ist darum hier eine Anwendung der Semon'schen Theorie nicht möglich. Dagegen würde die Hypothese, dass unter ungünstigen Entwickelungsverhältnissen die später entstandenen Determinanten an Biophorenzahl zurückbleiben, sich auf alle Fälle anwenden lassen. Es ist dabei nicht ausgeschlossen, dass dies gleichzeitig im somatischen Idioplasma und im Keimplasma geschieht.

Semon führt noch besonders den Umstand, dass die jungen *Amblystoma*-Formen freiwillig das Wasser verlassen, als Beweis für seine Theorie an. Dieses Verlassen des Wassers wird aber wohl einfacher, als auf die Ekphorie einer einzelnen alten Engrammreihe, darauf zurückgeführt, dass die jungen Amblystomen eben nicht Perennibranchiaten, sondern Salamandrinen sind, dass darum das Bedürfnis, ans Land zu gehen, die Resultante ihrer ganzen Organisation ist. — Von den beiden Entwickelungsrichtungen gilt auf der betreffenden Stufe noch nicht das Wort Dollo's: L'évolution est irréversible — sie befinden sich noch in fast labilem Gleichgewicht. Darum kann auch in ganz analoger Weise, wie man den Axolotl durch Wasserentziehung in die Entwickelungsrichtung der *Amblystoma*-Form zu drängen vermag, das *Amblystoma* nach M. v. Chauvin durch die Nötigung, im Wasser zu bleiben, wieder in die Entwickelungsrichtung des Axolotl übergeführt werden. So dürften alle beim Axolotl gemachten Beobachtungen ihre einfachste Erklärung in der Annahme finden, dass sich bei dem jungen Tiere die beiden gegensätzlichen Anlagen noch fast das Gleichgewicht halten, und dass darum eine geringe Verstärkung der bezüglichen Determinanten die Entwickelung nach der einen oder anderen Seite

verschieben kann. Ähnlich liegen die Verhältnisse wohl auch bei der *Arctia caja.*

Von den indirekten Beweisen hält Semon den Badeinstinkt junger Elstern und Häher für besonders überzeugend. Loyd Morgan erzählt: „Einer etwa 5 Wochen alten Elster, die von dem Beobachter von klein auf aufgezogen war, wurde in ihrem Käfig eine Schüssel mit Wasser vorgesetzt. Sie pickte ein paarmal nach der Oberfläche des Wassers und fing dann an, außerhalb der Schüssel und ohne überhaupt ins Wasser gegangen zu sein, alle die Gesten durchzumachen, die ein Vogel beim Baden auszuführen pflegt; sie duckte den Kopf, flatterte mit den Flügeln und dem Schwanze, hockte sich und spreizte sich.“ Dieser Instinkt macht ganz den Eindruck einer ererbten Gewohnheit, und es ist gewiss nicht leicht zu sagen, „auf welchem besonderen Wege und welchen Etappen der Vorgang der Auslese vor sich gegangen ist, um zur Heranzüchtung der betreffenden Eigenschaft oder Disposition zu führen“ [1]). Nur dürfte ein Selektionstheoretiker, welcher glaubt, eine solche Ableitung der Formen „verlangen zu müssen“, überhaupt schwer seinen Standpunkt wahren können, da sich die Forderung auch sonst nur in seltenen Fällen erfüllen lässt. Die Engrammtheorie vermag aber, wie mir scheint, die Entstehung jenes Instinktes ebensowenig wirklich aufzuhellen. Auf den ersten Blick sieht es ja so aus, als ob es die einfachste Lösung des Rätsels sei, anzunehmen, dass sich hier eine Gewohnheit vererbt habe. Doch das Gehirn ist keine Vererbungssubstanz und die Engramme desselben gehen mit dem Tod des Individuums unter. Wir müssten daher bei der Engrammtheorie mit Semon annehmen, dass die Engramme des Gehirns auf das Protomer des Keimplasmas übertragen werden, und dass von diesem aus erst wieder die Engramme im Gehirn entstehen. Bei einer solchen Annahme gerät man aber in Widersprüche. Nach der Voraussetzung wirkt nicht der Ablauf einer physiologischen Funktion, sondern die Entstehung neuer plastischer Bildungen im Soma engraphisch auf das Protomer des Keimplasmas ein, und ebenso entsprechen der Ekphorie der Engramme im Protomer nicht, wie bei den Engrammen des Gehirns, physiologische Funktionen und Zustände, sondern plastische Bildungen. Nun besitzen aber nach Semon die Engramme selbst „keine körperliche Selbständigkeit“, sie sind nicht „an Ort und Stelle neugebildete selbständige Substanzpartikelchen“, sondern nur physiologische Zustände der lebendigen Substanz, in welchen „sie einen schon durchlaufenen Erregungszustand leichter durchläuft als einen bisher noch nicht durchgemachten.“ Semon vergleicht den Zustand, in welchem sich die durch das Engramm veränderte lebendige Substanz befindet,

1) Semon, Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiologie 1907, S. 21.

mit der Veränderung, welche anorganische Körper erfahren, wenn sie „durch dynamische Einwirkung vorübergehend oder dauernd neue physikalische Eigenschaften“ erhalten haben. Daraus folgt, dass ein Engramm im Gehirn überhaupt nicht engraphisch auf das Protomer des Keimplasmas einzuwirken vermag. Denn die Übertragung kann eben nur bei plastischen Bildungen geschehen. Umgekehrt kann sich aber auch aus einem Engramm im Protomer kein Engramm im Gehirn entwickeln. Denn wie die Ursache, so sind auch die Reaktionen des Engramms **im Protomer** plastische Bildungen. So leidet die Erklärung, welche Semon von dem Instinkte gibt, an einem inneren Widerspruch, der sie unannehmbar macht.

Ich selbst kann auf eine ausführlichere Besprechung des besonderen Problems nicht eingehen. Doch möchte ich kurz andeuten, wie sich vielleicht ein Übergang von Gewöhnung zum Instinkt, wenn ein solcher wirklich vorkommen sollte, nach dem oben gegebenen Schema vorstellen lässt.

Je einfacher die Organisation des zentralen Nervensystems ist, desto unveränderlicher ist der Instinkt, desto sicherer sind die ererbten Dispositionen vorgebildet, auf welchen er beruht. Die Grabwespe, die vor Einbringung der Beute ihre Höhle untersucht, kann veranlasst werden, diese Prozedur unzählige Male nacheinander vorzunehmen. Die individuelle Erfahrung ändert nicht den fest geregelten Ablauf der Instinkthandlung. Erst bei den höheren Tieren pflegen die bei der Ausübung des Instinktes gemachten Erfahrungen die Triebhandlung mit zu bestimmen. Während das junge Küken anfangs jedes Körnchen aufpickt, weiß es bald die genießbaren und die ungenießbaren zu unterscheiden. Da so nur die höheren Tiere hinzulernen, kann auch nur bei ihnen event. ein Instinkt durch vererbte Übung entstanden sein. Wenn aber der Übergang von einem Instinkthandeln zu dem durch individuelle Erfahrung mit bestimmtem Handeln auf einer Vervollkommnung des Gehirns beruht, so spricht die Wahrscheinlichkeit dafür, dass man auch umgekehrt bei dem Übergang von dem mit auf Erfahrung beruhenden Handeln zum reinen Instinkthandeln eine wenigstens teilweise Rückbildung der Gehirnorganisation anzunehmen hat.

Eine Gewöhnung bezw. eine individuelle automatische Handlung entsteht dadurch, dass die betreffenden Nervenbahnen ausschließlich eingeübt, die Verbindungsbahnen mit dem Apperzeptionszentrum aber ausgeschaltet werden. Eine Gewöhnung würde daher zum vererbten Instinkte werden, wenn die nicht in Anspruch genommenen Nervenbahnen, und insbesondere die, welche die Verbindung mit dem Apperzeptionszentrum herstellen, infolge des Nichtgebrauchs verkümmerten und sich in oben besprochener Weise durch Korre-

lation auch im Keim zurückbildeten. Eine Analogie der vererbten Gewohnheit würden wir dann in einen Teil der pathologischen Zwangshandlungen besitzen.

Das letzte Beispiel einer Vererbung erworbener Eigenschaften bietet nach Semon die Periodizität der Schlafbewegungen bei den Blattorganen von *Acacia lophantha.* Semon hat durch seine erst nach Herausgabe der „Mneme" veröffentlichten Versuche zweifellos festgestellt, dass dieselbe erblich ist. Denn wenn er eine Keimpflanze von *Acacia lophantha*, ehe sie noch mit dem Tageslicht in Berührung gekommen war, künstlich einem Lichtwechsel von sechsstündigem Turnus aussetzte und sie dann in dauernde Dunkelheit oder Helligkeit brachte, so erfolgte die Hauptvariationsbewegung doch nicht in sechsstündigem, sondern im zwölfstündigen Turnus. Der künstliche sechsstündige Beleuchtungswechsel klang nur in schwachen Unterperioden der Bewegung, bei welchen die Hauptbewegung beschleunigt bezw. verzögert wurde, nach. So fein und geistreich ausgedacht das Experiment ist, trägt das Ergebnis doch weniger zur Aufklärung des Problems bei, als man auf den ersten Blick erwarten sollte, weil der ganze Vorgang eben noch völlig dunkel ist.

Jedenfalls haben wir die unmittelbare Reizwirkung und die Nachwirkung zu unterscheiden. Die dem jedesmaligen Beleuchtungswechsel entsprechende schwach angedeutete Periode der letzteren dürfte auf einer ursprünglicheren, die feststehende im zwölfstündigen Turnus bestehende Periode auf einer später entstandenen Einrichtung beruhen. Natürlich könnte auch hier nach Semon nicht der physiologische Vorgang als Engramm auf das Protomer des Keimplasmas übertragen worden sein, sondern nur die etwaige Einrichtung, die morphologische Abänderung, auf welcher sie beruht. In betreff der Beschaffenheit und der Entstehung dieser lässt uns aber die Engrammtheorie vollständig im Dunkeln. Sie kann sich ebensowohl auf dem Wege reiner Epigenese, wie durch eine Kombination schon vorhandener polytroper Anlagen gebildet haben. In letzterem Falle würde die Erblichkeit im Prinzip auf die Reduktion polytroper Anlagen in monotrope zurückzuführen sein. Wir brauchen darauf nicht näher einzugehen. Denn diese ganze Theorie kann ja auch nach meiner Auffassung — das möchte ich zum Schluss noch hervorheben — an sich einen Wert nicht in Anspruch nehmen, da sie sich nur auf Möglichkeiten aufbaut, die sich wohl konstruieren, aber nicht in einem einzigen Falle als wirklich gegeben nachweisen lassen. Ich wollte mit ihrer Hilfe nur den Nachweis führen, dass die Engrammtheorie nicht der einzig denkbare Versuch einer Erklärung der von Semon angeführten Tatsachen ist. Für den, welcher sich wie Semon strikt zur Selektionstheorie bekennt, sollte das übrigens

nach den glänzenden Ausführungen Weismann's wohl ohnedem feststehen. Sie scheinen mir von Semon in keinem Punkt widerlegt zu sein, wenigstens nicht von Semon, dem Selektionstheoretiker. Denn auch in betreff der Periodizität der Variationsbewegung lässt sich sehr wohl eine Nützlichkeit der Einrichtung konstruieren. Es musste dieselbe zweifellos dann, wenn das Tageslicht gerade in der Vegetationszeit durch starke Wolkenbildung häufig verdunkelt wurde, eine physiologische Bedeutung gewinnen. Da ferner die Akazien schon im älteren Tertiär vorkommen, so ist es nicht ausgeschlossen, dass die *Acacia lophantha*, *Mimosa pudica* etc. beziehungsweise ihre Vorfahren zeitweilig in nördliche Gegenden verdrängt wurden. Hier waren aber die Formen im Vorteil, bei welchen sich für die Nachwirkung der betreffenden Reizbewegung der zwölfstündige Turnus festgelegt hatte bezw. festlegte, da die anderen, bei welchen er dem Beleuchtungswechsel entsprach, an den kälteren, kürzeren Tagen die Blätter gerade in der Nacht entfalten mussten.

So kann die Engrammtheorie für die Tatsachen, welche man bis jetzt als Beweise für die Vererbung erworbener Eigenschaften angeführt hat, weder als die einzige noch als die relativ beste Erklärung gelten, da die Erscheinungen in ihr noch weniger als in den anderen Erklärungsversuchen aufgehen. Es bleibt daher zunächst auch die Frage, ob es überhaupt eine Vererbung erworbener Eigenschaften gibt, unerledigt. Was die Analogie zwischen Vererbung und Erinnerung betrifft, so wird zwar der Gedanke, die so verschiedenen Erscheinungen unter einen Gesichtspunkt zu bringen und als Äußerungen eines nnd desselben Grundvermögens der organisierten Materie aufzufassen, fortfahren auf viele einen starken Reiz auszuüben, doch fehlt uns, nachdem der Semon'sche Beweis für dieselbe gescheitert ist, die Berechtigung, sie trotz der nichtzulösenden Widersprüche festzuhalten.

Vergleichende Untersuchungen über die Darmatmung der Cobitidinen und Betrachtung über die Phylogenese derselben.

Nach den in Gemeinschaft mit Cand. Med. B. Dědek durchgeführten Versuchen.

Von Privatdozent Dr. Edward Babák.
(Aus dem k. k. physiologischen Institut der böhmischen Universität in Prag.)

Über die Darmatmung der Cobitidinen, ihre Beziehung zur Kiemenatmung sowie besonders über den Einfluss des durch die Darmatmung veränderten Gasgehaltes im Blute auf die Aus-

lösung der Kiemendeckelbewegungen haben wir eine vorläufige Mitteilung[1]) sowie eine ausführliche Abhandlung publiziert[2]).

Gegenüber diesen vorwiegend physiologischen Arbeiten wollen wir hier besonders auf die ökologische Seite der betreffenden spezifischen Adaptation eingehen.

Die Darmatmung bei *Misgurnus fossilis* (und der uns zur Disposition gelangten japanischen Art *Misgurnus anguillicaudatus*) hat als akzessorische Respirationstätigkeit in dem Leben dieser Tiere eine weitgehende Bedeutung neben der Kiemenatmung. Bei sehr niedrigem Stoffwechsel, wie wir denselben durch niedrige Temperatur herstellen (etwa 5° C.), wird fast nur die Kiemenatmung angetroffen: es genügen da im durchgelüfteten Wasser einige schwache periodisch auftretende Kiemendeckelbewegungen vollständig, um den Sauerstoffbedarf des Körpers zu decken sowie die Kohlensäure auszuscheiden. Mit der steigenden Temperatur des Mediums erhöht sich die Kiemenatmung und der Fisch beginnt auch die Darmatmung zu benützen. Man kann da z. B. bei 15° C. im gut durchgelüfteten Wasser entweder fortwährende Kiemendeckelbewegungen beobachten, oder, wenn der Fisch den Darmkanal ventiliert, unterbrochene, durch längere apnoische Intervalle getrennte Kiemenatmung verzeichnen. Durch die oben erwähnten Untersuchungen wurde dargetan, dass man die Darmatmung des Schlammbeißers zur Lösung der Frage über den Auslösungsreiz des Atemrhythmus überhaupt und im besonderen zur Entscheidung der Frage über den Auslösungsreiz der Atembewegungen bei (Süßwasser-)Fischen benützen kann: wenn der Fisch genug sauerstoffhaltiger Luft verschluckt, wird das Blut durch die respiratorische Tätigkeit der Darmschleimhaut in dem Maße mit Sauerstoff versorgt, dass die Kiemendeckelbewegungen aufhören (Apnoea vera, ähnlich derjenigen beim Fötus im Mutterleibe); wenn dann in den nervösen Zentralorganen wiederum Sauerstoffmangel entsteht, so werden von neuem rhythmische Atembewegungen der Kiemendeckel ausgelöst. Falls der Fisch sauerstoffarme Luft verschluckt, kommt es zu keinen apnoischen Zuständen. Durch geeignete Versuchsanordnungen konnte dann gezeigt werden, dass selbst große Kohlensäuremengen in der verschluckten Luft keine Dyspnoe bedingen, so dass bei diesen Fischen der Sauerstoffmangel allein, nicht der Kohlensäureüberschuss im Blute die automatische Tätigkeit des Respirationszentrums auslöst. Dadurch wurde gleichzeitig sichergestellt, dass das Atemzentrum der Fische ganz ähnliche —

1) Babák, E., Zur Frage über das Zustandekommen der Atembewegungen bei Fischen. Centralbl. f. Physiol. Bd. XXI, 1907.

2) Babák, E. und Dědek, B., Untersuchungen über den Auslösungsreiz der Atembewegungen bei Süßwasserfischen. Pflüg. Arch. Bd. 119, 1907.

automatische, durch zentrale (Blut-, Ernährungs-)Reize bedingte — Tätigkeit aufweisen kann, wie dieselbe bei den höheren (homoiothermen) Wirbeltieren gefunden wird, dass sie also keinesfalls ausschließlich peripheren (reflektorischen) Ursprunges ist.

Nun kann man zeigen, wenn man das Tier in sauerstofffreiem (gut ausgekochten) Wasser hält, dass selbst hier, wo die Kiemendeckelbewegungen ohne Nutzen sind, die Darmatmung in dem Maße leistungsfähig ist, dass das Zentralnervensystem ausgiebig mit Sauerstoff versorgt wird: man kann selbst im ausgekochten Wasser längere apnoische Zustände antreffen. Gewöhnlich brechen dann plötzlich die angestrengten frequenten, d. h. dyspnoischen Kiemendeckelbewegungen aus, wonach der Fisch bald zur Wasseroberfläche emporsteigt, um Luft aufzunehmen (sowie verbrauchte Luft per anum zu entleeren). Dann kann man, wenn der Fisch sich wiederum ruhig am Boden niedergelegt hat, rasch sowohl in der Amplitude als auch in der Frequenz abnehmende Kiemendeckelbewegungen wahrnehmen, bis sie vollständig sistiert werden.

Durch steigende Temperatur des Mediums (sowie durch gleichzeitige Herabsetzung seines Sauerstoffgehaltes) kann man bewirken, dass der Fisch sehr oft den Darmkanal ventiliert: aber noch bei 25° C. kann man im ausgekochten Wasser kurze apnoische Pausen beobachten. Dies ist also ein eklatanter Beweis der Ausgiebigkeit der respiratorischen Funktion der Darmschleimhaut. Ja selbst bei 30° C. konnten wir sicherstellen, dass die Darmatmung allein den hochgesteigerten Gaswechsel noch gut versorgt.

Sehr interessant sind nun die vergleichenden Versuche an den zwei anderen bei uns lebenden Cobitidinen, *Nemachilus barbatula* (Bartgrundel) und *Cobitis taenia* (Steinbeißer). Alle drei Cobitidinen unterscheiden sich voneinander in bezug auf ihre Lebensweise; während *Misgurnus fossilis*, der größte von ihnen, sich gewöhnlich in flachen Gegenden und zwar in schlammigen Bächen, Sümpfen und Wassergräben aufhält, sich gerne in Schlamm verbirgt und hier im Winter ganze Monate zubringen soll, findet sich das kleinste Tier — *Cobitis taenia* — in fließenden sowie stehenden Gewässern mit sandigem oder steinigem Boden, gewöhnlich unter den Steinen, *Nemachilus barbatula* sowohl in der Ebene als auch in Gebirgsgegenden, aber ausschließlich im fließenden Wasser mit steinigem oder sandigem Grunde. Dementsprechend lässt sich *Misgurnus* und auch *Cobitis* leicht, *Nemachilus* verhältnismäßig schwieriger in Gefangenschaft halten.

Cobitis taenia liegt die größte Zeit am Boden, immerwährende Kiemenatmung aufweisend, während *Misgurnus fossilis* im gut durchgelüfteten Wasser zeitweise apnoische Zustände zeigt. Die

Darmatmung erscheint bei *Misgurnus* oft selbst im gut durchgelüfteten Wasser, wo die Kiemenatmung allein den Gaswechsel verrichten könnte; bei *Cobitis* wird aber nicht selten stundenlange dyspnoische Kiemenatmung, als Folge ungenügender Sauerstoffversorgung des Zentralnervensystems, angetroffen, ohne dass das Tier die Darmatmung benützt. Und so kann auch *Nemachilus* sehr unruhig im Wasser umherschwimmen, ohne von der Oberfläche Luft aufzunehmen; zeitweise liegt er, den Vorderkörper aufgestützt, am Boden, dyspnoisch atmend; seine Kiemendeckelbewegungen sind bei weitem nicht so frequent als bei *Cobitis*, um so mehr aber größer.

Cobitis und *Nemachilus* greifen in der Tat zu der Darmventilation erst in der Not, während diese akzessorische Respirationstätigkeit beim *Misgurnus* gleichsam ganz regelmäßig vorkommt. Dem entspricht auch das ganze Aussehen des Verhaltens bei der Darmventilation: *Misgurnus* nimmt rasch Luft in den Mund auf und mit dem Vorderkörper zum Boden umbiegend, entleert er aus dem beim Nachfolgen des Vorderkörpers der Wasseroberfläche genäherten Hinterkörper die verbrauchte Luft; es handelt sich beinahe um einzigen Akt. *Cobitis* dagegen hängt oft längere Zeit mit dem Munde an der Wasseroberfläche, so dass die neu verschluckte Luft gleichsam die im Enddarm befindliche sukzessiv herauspresst; die Darmventilation ist mehr unterbrochen und protrahiert; und selbst wenn sie schnell durchgeführt wird, haftet ihr etwas Ungeschicktes an. Noch geringer ist die Adaptation bei *Nemachilus*: der Fisch verschluckt lange mit Anstrengung Luft, ehe es ihm gelingt, sich damit den Darmkanal zu füllen; die Entleerung geschieht sehr schwierig, mit sichtlicher Anstrengung.

Im ausgekochten Wasser, besonders wenn man darüber noch sauerstoffarme Atmosphäre künstlich herstellt, lässt sich leicht der Andrang zur Darmventilation auch bei *Cobitis* und *Nemachilus* wecken. Man kann nun bei diesen häufigen Ventilationen die Verschiedenheiten des ganzen Vorganges bei den drei Cobitidinen verfolgen. *Misgurnus* verschluckt die Luftblase oder mehrere hintereinander ganz prompt; *Cobitis* schnappt nach der Luft so, dass bei den Versuchen, dieselbe zu verschlucken, manchmal kleinere oder größere Luftblasen durch die Kiemendeckelöffnungen nach außen hervortreten; *Nemachilus* aber führt gleichsam einen Luftstrom von der Mundöffnung durch die Kiemendeckelöffnungen nach außen hindurch, ohne viel davon zu verschlucken.

Es liegt hier sozusagen die Phylogenese der Darmventilation vor uns, besonders wenn man noch andere Fische (den Cobitidinen verwandte — z. B. die Cyprininen — oder auch entferntere) zur Vergleichung heranzieht. Die Karpfen, Grundel (*Gobio*) u. s. w. halten sich im sauerstoffarmen Wasser nahe der

Oberfläche auf und nehmen bei den Atembewegungen zugleich mit Wasser Luftblasen auf; bei den Atembewegungen wird nun das Wasser mit denselben durchgeschüttelt. Man kann dies besonders bei *Nemachilus* verfolgen; der Fisch hält eine große Luftblase im Munde und bei den durch die Kiemenatmung bewirkten Wasserströmungen wird dieselbe fortwährend hin und her bewegt, verkleinert, teilweise durch die Mundöffnung, teilweise durch die Kiemendeckelöffnungen entleert etc. Es kann dies als die Vorstufe der Darmventilation gelten: und wirklich beschränkt sich bei *Nemachilus* die akzessorische Respiration oft auf diese Mundventilation. Besonders bei größeren Exemplaren von *Nemachilus* haben wir nur ausnahmsweise, oder überhaupt nicht die Darmventilation gesehen. Bei ganz kleinen Tieren konnte aber die Darmventilation sehr leicht ausgelöst werden. Wir haben einige Wochen große und kleine *Nemachilus*-Exemplare im sauerstoffarmen Wasser gehalten: jeden Tag wurde ihnen ausgekochtes Wasser gegeben; die kleinen hielten sich gewöhnlich am Boden auf, hie und da zur Oberfläche aufsteigend, um Luft zu verschlucken oder die Mundventilation durchzuführen; die großen waren fast immerwährend an der Wasseroberfläche, hauptsächlich durch die Kiemendeckelöffnungen die Luft entleerend, seltener per anum.

Um die Luft prompt zu verschlucken, müssen die Kiemendeckel in dem entscheidenden Augenblicke fest zugeschlossen werden; dies wird öfters schon bei *Cobitis* beobachtet, obwohl man auch hier nicht selten die Luft teilweise durch die Kiemendeckelöffnungen durchgepresst findet.

In Übereinstimmung mit der unvollkommenen Entwickelung des Mechanismus der Darmventilation haben wir bei *Cobitis* und *Nemachilus* auch geringe respiratorische Leistungsfähigkeit der Darmschleimhaut sichergestellt. Wenn *Cobitis* im ausgekochten Wasser aus einer reinen Sauerstoffatmosphäre den Darmkanal ventiliert, kommt es nur zur unbedeutenden Verlangsamung der dyspnoischen Kiemendeckelbewegungen: die Darmschleimhaut ist offenbar nicht imstande, selbst wenn sie mit reinem Sauerstoff in Berührung ist, genügende Menge davon in das Blut zu transportieren. Es scheint, dass bei *Nemachilus* noch geringere Ausbildung der Atemtätigkeit des Darmepithels vorliegt. Es lässt sich nach diesen Beobachtungen erwarten, dass die eigentümliche morphologische Adaptation des Atmungsepithels, wie sie am besten zuletzt von Calugareanu[1]) bei *Misgurnus*

1) Calugareanu, D., Die Darmatmung von *Cobitis fossilis*. I. Mitt. Über den Bau des Mitteldarmes. Pflüg. Arch. Bd. 118, 1907, p. 42—51.

fossilis beschrieben wurde, bei *Cobitis* und vielleicht noch mehr bei *Nemachilus* nur angedeutet sein wird.

Die hochentwickelte respiratorische Funktion der Darmschleimhaut bei der Gattung *Misgurnus* ist also bei den nahe verwandten Gattungen *Cobitis* und *Nemachilus* gleichsam in ihren niederen phylogenetischen Vorstufen anschaulich dargestellt. Es ist möglich, dass die Cobitidinen überhaupt (also z. B. auch die uns unzugänglichen Gattungen *Botia*, *Lefua*, *Diplophysa*, *Lepidocephalichthys*, *Acanthophthalmus*, *Apua* u. s. w.) die Darmatmungstätigkeit in verschiedenem Grade entwickelt besitzen, und es würde sich ohne Zweifel lohnen, betreffende vergleichende physiologische (sowie histologische) Untersuchungen anzustellen.

Man kann sich vorstellen, dass die Vorfahren der heutigen Cobitidinen überhaupt öfters zu der Mundventilation Zuflucht genommen haben, vielleicht infolge der geänderten äußeren Bedingungen des Gaswechsels. Die Schleimhaut der Mundhöhle kann wahrscheinlich genug ausgiebigen Gaswechsel vermitteln, ohne die durch Luftblasen in der Mundhöhle stattfindende Sauerstoffsättigung des zu den Kiemen strömenden Wassers zu erwähnen; bei den Labyrinthfischen, von denen wir in der oben angeführten Arbeit besonders die Osphromeniden und Anabantiden studiert hatten, kam es zur Entwickelung ganz komplizierter Luftatmungsorgane, wo sich die zarte Mundschleimhaut auf knöchernen Stützen mächtig in die Fläche entwickelt hat. Wenn die aufgenommenen Luftblasen bei den angestrengten Mundventilationsbewegungen verschluckt wurden, konnte gewiss auch die Darmschleimhaut einigermaßen den Gaswechsel versorgen. Wir wissen z. B. aus Schierbeck's[1]) Untersuchungen, dass die Magenschleimhaut (besonders während der Verdauungsperiode) wirkliche Kohlensäuresekretion zeigt: man kann diese Sekretion künstlich ändern, und sogar eine Kohlensäurespannung von 140 mm hervorrufen, also erheblich mehr, als im normalen Blute vorkommt. Ohne Zweifel kann auch die Darmschleimhaut Sauerstoff resorbieren. So konnte also die Darmschleimhaut auch bei den Fischen an Gaswechseltätigkeit Anteil nehmen (bei *Nemachilus* kann das Leben im ausgekochten Wasser bedeutend verlängert werden, wenn das Tier ausgiebig den Darmkanal mit sauerstoffhaltiger Luft ventiliert, wie es bei jungen Tieren vorkommt).

Bei einigen Arten wurde also vielleicht diese respiratorische Fähigkeit der Darmschleimhaut bei ungünstigem Sauerstoffgehalt des Medium oft ausgenützt, wodurch die funk-

1) Schierbeck, N. P., Fernere Untersuchungen über das Auftreten der Kohlensäure im Magen. Skand. Arch. f. Physiol. Bd. V, 1895, p. 1895, p. 11—12.

tionelle Anpassung derselben allmählich zustande gekommen ist. Die bedeutendste Entwickelung erlangte die Darmatmung bei *Misgurnus*, welcher sonst in sauerstoffarmem Wasser die übrigen Lebensbedingungen sehr günstig findet. *Cobitis* hält sich in besser durchgelüftetem Wasser auf, dementsprechend finden wir bei ihnen bedeutend niedriger entwickelte Darmatmung. *Nemachilus* endlich bietet sozusagen die Verhältnisse dar, von welchen die hochentwickelte Darmatmung von *Misgurnus* ihren Anfang genommen hat: da er dem Leben im fließenden Wasser angepasst ist, hat sich die ursprüngliche Stufe der respiratorischen Darmtätigkeit erhalten.

Es ist sehr wahrscheinlich, dass mit dieser Vervollkommnung der akzessorischen Respiration die respiratorische Funktion der Kiemen bei *Misgurnus* sich vermindert hat; dafür sprechen schon die Beobachtungen über die gegenseitige Beziehung der beiderlei Atmungsfunktionen, wie wir dieselben in der oben genannten Abhandlung sichergestellt haben (bei den Osphromeniden ist die Kiemenatmung stark rückgebildet). Demgegenüber weist *Nemachilus* ungeschmälerte Kiemenatemtätigkeit auf. Es ist möglich, dass auch morphologische Verschiedenheiten in der Ausbildung der Kiemen bei verschiedenen Cobitidinen bestehen.

Endlich verdient der Umstand etwas Beachtung, dass junge, noch ganz kleine (3—4 cm) Exemplare von *Nemachilus* weit bedeutendere Anpassungsfähigkeit an den Sauerstoffmangel des Wassers besitzen als alte Tiere, indem sie ausgiebig und verhältnismäßig leicht und geschickt den Darmkanal ventilieren. Dementsprechend sind sie lange Wochen in täglich erneutem ausgekochten Wasser am Leben geblieben, während die großen Tiere bald sämtlich ausgestorben sind. Die ontogenetisch jüngeren Entwickelungsstadien zeigen gleichsam die ursprüngliche Plastizität der Cobitidinenvorfahren, auch was die Disposition zur Entwickelung der respiratorischen Darmtätigkeit betrifft. Das soll allerdings nicht bedeuten, dass man aus jungem *Nemachilus* einen *Misgurnus* großziehen kann.

Durch diese Zeilen soll auf eine Gruppe zusammenhängender, größtenteils physiologischer Tatsachen hingedeutet werden, wie sie die vergleichende Untersuchung der Cobitidinen ergeben hat. Wir haben Versuche im Gange, welche die Widerstandsfähigkeit dieser Fische gegen Sauerstoffmangel, die Größe der roten Blutkörperchen etc. berühren. So könnte es gelingen, durch vergleichende physiologische Forschung selbst morphologische Verhältnisse zu beleuchten und der phylogenetischen Betrachtung Grund zu verschaffen.

Zur Kenntnisnahme seitens der Interessenten.

Mitteilung von Dr. Otto Zacharias (Plön).

In jüngster Zeit sind an den Leiter der Plöner Süßwasserstation Anfragen in großer Anzahl gerichtet worden, welche die vielerseits gewünschte Abhaltung von Ferienkursen (in allgemeiner Hydrobiologie und Planktonkunde) betreffen. Selbstverständlich würde diesen Wünschen mit Vergnügen von meiner Seite entsprochen werden, wenn die jetzigen Lokalitäten der Plöner Station dazu ausreichten. Dies ist aber nicht der Fall, und ich wäre jetzt nicht in der Lage, mehr als 4—5 Praktikanten in meinem Laboratorium unterzubringen. Ich habe bei der zuständigen Behörde den Vorschlag gemacht, einen Anbau an dem hiesigen Institute vorzunehmen, der mit geringen Kosten zu ermöglichen sein würde, weil darin doch nicht mehr als etwa 30 Arbeitsplätze vorzusehen wären. Der lebhaft kundgegebene Wunsch nach Belehrung auf dem Gebiete der lakustrischen Hydrobiologie scheint mir im engsten Zusammenhange mit dem jetzt nicht mehr zu leugnenden stark gesteigerten Interesse für die mikroskopische Organismenwelt unserer einheimischen Teiche und Seebecken zu stehen. Und die Zunahme dieses Interesses ist ihrerseits wieder die direkte Folge von den zahlreichen, wichtigen Ergebnissen, welche die Süßwasserdurchforschung nicht nur bei uns in Deutschland, sondern auch in allen übrigen Kulturländern gezeitigt hat. Man darf wohl sagen, dass die Schweiz und Nordamerika an der Spitze dieser wissenschaftlichen Bewegung stehen, die sich in Deutschland (seit 1891) nur mit allergrößter Mühe hat Bahn brechen können. Vorläufig fehlt es gerade an der Stätte, wo die in Rede stehende Disziplin ihre Existenzberechtigung am frühesten dargetan hat, an den nötigen Räumlichkeiten für solche, die sich berufsmäßig damit beschäftigen wollen. Dieser Kalamität muss abgeholfen werden, und als der aussichtsvollste Weg dafür erschien mir ein Appell an dasjenige Ministerium, von welchem die hiesige Anstalt vorwiegend ressortiert.

Das Resultat bleibt abzuwarten, und keinesfalls kann der vielseitig gewünschte Ferienkursus vor nächsten Sommer (1908) in Szene gesetzt werden.

Um aber solchen, welche sich inzwischen vielleicht privatim mit Vorstudien auf dem Gebiete, das hier in Frage kommt, befassen wollen, habe ich kürzlich eine allgemeine Orientierung darüber unter dem Titel: „Das Süßwasserplankton. Einführung in die freischwebende Organismenwelt unserer Teiche, Flüsse und Seebecken" herausgegeben[1]) auf welche ich — um häufigen Anfragen an mich in betreff eines Leitfadens bei dieser Gelegenheit zu entsprechen — hier mit hinweisen möchte.

1) Leipzig, Verlag von B. G. Teubner.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik — Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark. Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

XXVII. Bd. 1. November 1907. № 22.

Wirkung galvanischer Ströme auf Pflanzen in der Ruheperiode.

Von H. Bos (Wageningen).

(Schluss.)

Versuch VII. *Malus Scheideckeri*, eine der sogen. beerenfrüchtigen Zierapfelsträuche. Zwei möglichst gleiche kleine Bäumchen, wie im Vers. VI; I elektrisiert, II zur Kontrolle. I. Der positive Pol mit Nadeln an 9 Zweigen verbunden; die Nadeln sind getrieben in das erste terminale Internodium von einigermaßen beträchtlicher Länge; die Terminalknospe und wenigstens noch eine, auch wohl zwei, ein einzelnes Mal drei Lateralknospen bleiben also vom Strome ausgeschlossen. Negative Elektrode wie gewöhnlich unten am Stamm. Wie aus der Stromtabelle ersichtlich, ist der Strom ziemlich stark im Vergleich zu den vorigen Versuchen, die Entfernung der Elektroden war hier beträchtlich kürzer. Wie die anderen am 20. Dez. im Treibhaus, 20° C. Vom 26. Dez. an (erste Knospenschwellung bei I) eilt I seinem Kontrollexemplar II immer um etwa 2—3 Tage voraus, es zeigt sich jedoch bald, dass die erste Lateralknospe unter dem Nadelstich sich weit kräftiger und weit schneller entwickelt als die anderen, von denen einzelne gar nicht, andere langsamer, sogar langsamer als bei II austreiben. Alle Knospen oberhalb des Nadelstiches sterben ab, das Zweigende

trocknet ein und hebt sich scharf gegen das lebende Holz ab. Kontrollexemplar (II) lässt alle Terminalknospen austreiben, auch viele Lateralknospen, ziemlich stark und unter sich gleichwertig. Das ganze steht aber der jetzt als Terminalknospe funktionierenden höchsten Knospe von I beträchtlich nach, sowohl was die Zeit, als auch den endgültigen Entwickelungsgrad angeht. Am 11. Jan. hatten sich die einzelnen Blüten dieser Knospe von I beinahe geöffnet, sie hatten Stiele von 2 à 3 cm; bei II waren die Stiele höchstens bis 1 cm. Am 16. Jan. Vollblüte von I; II hat am 18. Jan. einzelne, nur wenige Blüten geöffnet, und diese sind von geringerer Größe, sowohl die Kronen wie die Stiele, welche höchstens $3^1/_2$ cm, während die von I 5—$5^1/_2$ cm lang sind. Zuweilen war es nicht nur die oberste, sondern auch dazu die zweite Knospe unter dem Nadelstiele (I), die sich schön und verfrüht entwickelte.

Also der Strom hatte hier den Erfolg, dass das Zweigende oberhalb der Anode abstarb, dass die Blüte der jetzt höchst gestellten, oder auch der zweithöchsten Knospe beschleunigt und auch kräftiger wurde, während die anderen Knospen mit einer einzigen Ausnahme gegen das Kontrollexemplar zurückblieben.

Versuche VIII und IX. *Azalea mollis* I a und I b; weiter ein Kontrollexemplar II, die drei von möglichst gleichmäßiger Form und Größe. Die Nadeln in a wurden gerade unter der Endknospe (große Blütenknospe) zu zehn, ungefähr vertikal in die Zweige eingesteckt, diese 10 Zweige gehörten zu 6 Bodenästen, an welche die negativen Elektroden in gewöhnlicher Weise angelegt waren. In b wurden die Nadeln nicht in die letztjährigen Zweige, sondern in das 2jährige Holz eingetrieben, und zwar gerade unter dem Ursprung der 3 oder 4 Blütenknospen tragenden letztjährigen Sprosse. Die Zahl war hier selbstredend geringer; nur 6 positive Elektroden, dazu 5 negative, wie bei a angebracht. Die geringere Entfernung der Elektroden gab hier Anlass zu einem ziemlich kräftigen Strome; da a und b zu derselben Pflanzenart gehörten, darf man hier den Unterschied in der Stromstärke lediglich der anderen Anbringung der Elektroden zuschreiben. In beiden Fällen war der Strom ziemlich stark, nahm jedoch rasch ab.

Das Resultat war folgendes: bei a alle Blütenknospen der elektrisierten Sprosse sterben ab, wahrscheinlich waren sie schon tot, als sie aus dem Strom ausgeschaltet wurden. Die Blattknospen gerade unter der Terminalblütenknospe entwickeln sich kräftig; das Austreiben der nicht elektrisierten Zweige ist gegen II verzögert. In b wurden die oberhalb des Nadelstiches gestellten Zweige unwirksam, etliche starben ganz ab; auch die nicht elektrisierten Zweige verhalten sich so; einige Blütenknospen (elektrisiert) fangen 7. Febr. zu schwellen an; II hatte die erste Blüte 15. Jan. Vollblüte 25. Jan. und war 7. Febr. schon ganz verblüht.

Versuch X. *Viburnum opulus sterile.* I und II, wie die übrigen Sträucher. 9 positive Elektroden in das oberste reife Internodium eingetrieben. Am 11. Jan. war kein Unterschied zwischen I (elektrisiert) und II (Kontroll), hier und da fängt eine Knospe zu schwellen an. Erste Blüte von I 24. Jan., von II 20. Jan.; auch weiter macht sich kein erheblicher Unterschied bemerkbar. Die Strecke oberhalb des Nadelstiches ist tot, keine Bevorzugung des ersten Knospenpaares unter demselben.

Versuch XI. *Rhododendron Everestianum,* eine nicht frühe, sondern mittelfrühe Sorte. I und II wie oben. I Mit 7 Nadeln unmittelbar unter der Terminalblütenknospe; eine davon aber etwas exzentrisch vertikal durch diese Knospe. Negative Elektroden 3. Wie obenstehende Stromtabelle zeigt, ist der Strom ziemlich stark, und bleibt sich gleich. In der Umgebung des Stiches ist das Gewebe stark geschwärzt; die elektrischen Knospen sind tot bis auf eine, welche am 7. Febr. zu schwellen begann. Kontrollexemplar II zeigte an diesem Tage noch keine Schwellung.

In Versuch XI, wie in VIII und IX war der Strom augenscheinlich zu stark gewesen.

Am besten reihe ich hier einige Versuche an mit abgeschnittenen Zweigen, weil ihr Charakter am meisten zu den der vorigen Versuche stimmt. Doch lagen die Verhältnisse ihrem Wesen nach etwas anders. Ich wählte Zweige von 4 Amygdaleen, nämlich Mandel, Pfirsich, Vogelkirsche und Traubenkirsche, und von der Ölweide (*Eleagnus*); alle frühblühende Gewächse, und da die Zeit bis Mitte Januar vorgeschritten war, durfte man annehmen, die autogene Ruheperiode sei fast vorüber, würde wenigstens beim Treiben nicht stark hemmend mehr auftreten. Man durfte erwarten, dass in kurzer Zeit bei einer Durchschnittstemperatur von 20° C. die Knospen, auch ohne irgendwelche Beihilfe treiben würden.

Ich schnitt Zweige von den genannten Bäumen oder Sträuchern, je zwei von derselben Pflanze, und möglichst genau im Bau und Charakter übereinstimmend: Die Zweige waren $\pm$ 0,50 (*Eleagnus*) bis 0,80 und 1,5 m lang. Es ergab sich, dass das Holz großen Widerstand entwickelte; mit oben genannten 6 Leclanché-elementen erzeugte ich nur Ströme von $\pm$ 0,01 M.A. Das war mir aber eben Recht, weil ich bei den vorigen Versuchen die Erfahrung gemacht hatte, dass die Ströme leicht zu stark sein können. Und auch die Dauer der Einwirkung beschränkte ich auf $\pm$ 42 Stunden, von 14. Jan. 4 Uhr bis 16. Jan. 10 Uhr. Die abgeschnittenen Zweige wurden in Wasser gestellt und blieben während der ganzen galvanischen Behandlung und des Treibens darin. Ich bezeichne diese Versuche mit den Nummern XII, XIII, XIV, XV, XVI.

XII. *Eleagnus edulis.* Ölweide I. Strom beinahe 0,01 M.A. ist von den 42 Stunden irrtümlich noch 18 Stunden außerhalb der Stromverbindung gewesen.

XIII. *Persica vulgaris.* Pfirsich I. Strom 0,01 M.A.

XIV. *Prunus padus.* Traubenkirsche I. Strom 0,012 M.A.

XV. *Prunus avium.* Vogelkirsche I. Kulturvar. Spanische K. Strom 0,015 M.A.

XVI. *Amygdalea persicaria.* Pfirsichmandel I. Strom 0,012 M.A.

Nehmen wir die Versuche einzeln vor.

Versuch XII. *Eleagnus edulis.* Ölweide. 3 Nadeln. Anfang der Treiberei 16. Jan. Anfang der Knospenschwellung bei I und II + 26. Jan.; am 29. Jan. schon einzelne Blättchen; am 1. Febr. zeigt sich, dass die Knospen oberhalb der Nadelstiche etwas zurückbleiben; weiter halten beide Zweige so ziemlich gleichen Schritt, nur die Zweigenden oberhalb der Nadeln entwickeln keine Blätter und sterben mit angeschwollenen Knospen ab.

Dazu war also dieser schwache Strom von so kurzer Dauer (s. oben) noch befähigt.

Versuch XIII. *Persica vulgaris.* Pfirsich. 3 Nadeln. Anfang der Treiberei 16. Jan. 3 Uhr mittags. Die Exemplare I und II verhalten sich absolut gleich; schon 19. Jan. 4 Uhr mittags macht sich die Knospenschwellung bemerkbar, am 29. sind beide dem Austreiben nahe, am 31. haben beide einzelne geöffnete Blumen, deren Zahl sich im Lauf der folgenden Tage vermehrt. Nur das Zweigende oberhalb der Nadeln stirbt ab und hebt sich scharf ab gegen den am Leben bleibenden Teil. Keine Bevorzugung der jetzt am höchsten stehenden Knospe.

Versuch XIV. *Prunus padus.* Traubenkirsche. 3 Nadeln. Anfang wieder 16. Jan. 3 Uhr mittags. Am 27. fangen bei I die Knospen unter den Nadelstichen zu schwellen an, an den folgenden Tagen geht das allmählich weiter, auch einige etwas weiter nach unten gelegene Knospen schwellen, bis am 31. Jan. schon eine der ersten die Blättchen hervorschiebt; auch einige Knospen an nicht elektrisierten Zweigen fangen zu schwellen an. An diesem Tag fangen auch ein paar Knospen von II an, sich etwas zu verändern, eine Terminal- und zwei Lateralknospen. Am 2. Febr. hat I an einzelnen Stellen Blätter hervorgeschoben (noch gefaltet) von 5 cm. II hat erst eine Knospe, welche nur eine grüne Spitze zeigt. I hat 3. Febr. ausgebreitete Blätter; II an einer Knospe erst am 8. Febr.; I hat an diesem Tage schon neue Sprosse von 7 cm Länge. In diesem Abstand schreitet die Entwickelung weiter.

Der oberhalb der Nadelstiche sich befindende Teil ist abgestorben und eingetrocknet, scharf gegen den lebenden Teil abgehoben; es quellen einzelne Tropfen Gummi bei den Nadelstichen hervor.

Resultat also, dass I 4 bis 5 Tage früher, sonst aber auf gleiche Weise austreibt wie II.

Versuch XV. *Prunus avium.* Vogelkirsche (var. Spanische Kirsche). 3 Nadeln. Anfang 16. Jan. 3 Uhr mittags. Am Morgen des 20. Jan. fangen einige Blütenknospen schon zu schwellen an, welche an Kurztrieben unter einem Nadelstich sich befinden; am 21. mehrere, am 22. auch schon ein paar Blattknospen an einem elektrisierten Langtriebe. Am 24. Anfang der Schwellung bei II; von jetzt an entwickeln sich beide in gleichem Zeitabstand; am 30. sind bei I die einzelnen Blütenknospen schon zu sehen, bei II erst am 2. Febr., am 3. Febr. bei I erste Blüte geöffnet, bei II an den gleichgestellten Zweigen erst 6. Febr.; ein paar an abnormer Stelle angelegte Blütenknospen (am letztjährigen Langspross) waren bei II schon 4. Febr. geöffnet.

Die Sprossteile oberhalb der Nadelstiche sind nicht abgestorben, sie entwickeln sich ziemlich gut, anfangs sehr gut, doch bleiben einige später etwas zurück gegen II.

Resultat also, dass I ± 4 Tage früher austreibt als II.

Versuch XVI. *Amygdalus persicaria.* Pfirsichmandel. 4 Nadeln. Anfang 16. Jan. 3 Uhr mittags. Schon 19. Jan. fangen I und II zu schwellen an, entwickelt sich schneller, so dass in der Nacht vom 26./27. Jan. schon 6 Blüten sich öffnen, 3 Uhr mittags schon 12 u. s. w. Am 28. mittags 2 Uhr haben sich von II auch 6 Blüten geöffnet. Auch die Laubknospen von I entwickeln sich eher als von II.

Die Sprossteile oberhalb der Nadelstiche sterben nicht ab, sondern entwickeln sich normal bei 3 der elektrisierten Zweige, am vierten ist die Terminalknospe wenig entwickelt und die 2 darauffolgenden (oberhalb des Stiches) fallen ab. Die Knospen unmittelbar unter der Nadelverbindung sind nicht bevorzugt.

Resultat: I hat sich wahrscheinlich 30 bis 36 Stunden eher entwickelt als II, d. h. fast $1^1/_2$ Tag Unterschied auf im ganzen 10 Tage.

Wenn man die Resultate der obigen Versuche kurz zusammenfasst, so ergibt sich:

I bis V *Syringa vulgaris.*

I. Großes positives Resultat zugunsten des Stromes.

II. Kein Resultat (wahrscheinlich zu niedrige Temperatur, ganz abnormaler Versuch, kann nicht gelten).

III. Der Strom hat gleich großen Reiz ausgeübt wie die Frosttemperatur der Kontrollexemplare.

IV und V. Wegen Mangel an Kontrollexemplar kein zu verzeichnendes Resultat, wahrscheinlich Resultat wie III.

VI. *Laburnum.* Resultat, nicht genau definierbar, jedenfalls zugunsten des elektrisierten Exemplars.

VII. *Malus Scheideckeri*. Positives Resultat. I zeigt die erste geöffnete Blüte 6 Tage früher. Starke Bevorzugung der Knospen unmittelbar unter den Elektroden.

VIII und IX. *Azalea*. Kein Resultat. Strom zu stark, hat die Knospen getötet.

X. *Viburnum*. Kein Resultat..

XI. *Rhododendron*. Die Knospen getötet, ausgenommen eine, die viel früher treibt als die Knospen von II.

XII. *Eleagnus*. Kein Resultat.

XIII. *Persica*. Kein Resultat.

XIV. *Prunus padus*. I treibt 4 bis 5 Tage früher aus als II.

XV. *Prunus avium*. I treibt 4 Tage eher aus als II.

XVI. *Amygdalus persicaria*. I blüht $1^1/_2$ Tage früher als II.

Von diesen Versuchen müssen wir 5 aus der Reihe ausscheiden, nämlich II, IV, V, VIII, IX; 3 gaben kein Resultat zugunsten des Stromes, nämlich X, XII, XIII; 7 zeigten eine durch den Stromeinfluss beschleunigte Blüte, nämlich I, III (vielleicht auch IV und V), VI, VII, XIV, XV, XVI und einer ebenfalls, insoweit als er nicht ausfallen muss, nämlich XI. Kein einziger Versuch gab Resultate zu ungunsten der Stromwirkung, womit die Möglichkeit, dass die günstigen Resultate auf zufällige individuelle Unterschiede zurückzuführen sein dürften, hinfällig wird.

Weiter möchte ich noch die folgenden Bemerkungen machen:

In vielen Fällen werden die unmittelbar unter dem positiven Elektrode sich befindenden Knospen bevorzugt, sie entwickeln sich rascher und üppiger.

Es beschränkt sich die Nachwirkung des Stromes nicht immer auf die Zweige, durch die der Strom hindurchgegangen; bisweilen erstreckt sich die Wirkung auch auf Seitenzweige, sowohl Kurztriebe wie Langtriebe, an deren Basis nur der Strom passierte.

Die oberhalb der Anoden befindlichen Zweigenden mit ihren Knospen sterben leicht ab, sie ziehen sich zusammen und heben sich scharf ab gegen den am Leben bleibenden Teil. Zumal ist das der Fall, wenn der Strom stark ist, doch auch bisweilen bei sehr geringer Stromintensität. Auf dem Längsschnitt ergibt sich, dass die Umgebung des Nadelstiches schwarz gefärbt ist, und diese Schwärzung ist mehr oder weniger auch auf die etwas weiter liegenden Gewebsschichten übergegangen, bei dickeren Zweigen meist einseitig, bei dünneren über den ganzen Querschnitt sich erstreckend. Oft wird die Schwärzung gehemmt bei dem Übergange von Phloëm und Xylem, so dass das eine oder das andere intakt erscheint. Mikroskopisch erweist sich die Schwärzung als ein in Salzsäure lösliches Präzipitat, das Eisenreaktion zeigt, und sie wird somit herrühren von den an den positiven Elektroden gesammelten Säureresten, durch Elektrolyse entstanden, welche sich mit dem

Eisen der Nadel verbunden haben. Nach Auflösung durch Salzsäure zeigt sich das Gewebe wohl etwas eingeschrumpft, aber nicht desorganisiert. Vielleicht hat das Absterben nur seinen Grund in den mechanischen Hindernissen, welche dieses Präzipitat der Saftsteigung entgegensetzt. An den negativen Elektroden wurde nichts derartiges beobachtet.

Die Sträucher von *Azalea*, *Rhododendron*, *Laburnum*, *Viburnum* und *Malus* wurden, sowohl die elektrisierten als die Kontrollexemplare, am 14. April aus dem Treibhause entfernt und im Freien gepflanzt. Dabei ergab sich, dass die jetzt ausbrechenden Knospen, nämlich die, welche im Treibhaus sitzen geblieben waren, bei allen elektrisierten Exemplaren sich etwas früher entwickelt haben als bei den Kontrollexemplaren.

In kurzem beschreibe ich hier noch der Vollständigkeit halber einige Versuche mit Zwiebeln und Knollen, welche sämtlich negative Resultate gaben, d. h. zwar keine Verzögerung verursachten, aber im allgemeinen den Tod dieser Organe nach kürzerer oder längerer Zeit herbeiführten.

Versuch XVII. *Galanthus nivalis.* Schneeglöckchen. Ich richtete meine Aufmerksamkeit auf diese Pflanze, weil es bis jetzt noch nicht gelungen ist, die Blütezeit wesentlich zu verfrühen.

Am 20. Sept. wurden 12 Zwiebelchen durch Stecknadelstückchen seitlich zu einer Reihe vereinigt, und als ganzes in einer Kiste in schwarze Erde gepflanzt. An den beiden Enden wurde durch Stecknadeln der Strom ein- und ausgeführt. Der Strom wechselte zwischen 0,06 und 0,1 M.A. während 12 Tage. Von 6. Okt. bis 25. Okt. blieben sie in einem nicht erwärmten Pflanzenhaus, von da an in einem Warmhaus von 16—17° C. Es kamen einzelne grüne Spitzen in den ersten Tagen des November zum Vorschein, die meisten starben aber allmählich wieder ab. Am 2. Febr. war nur eine übrig geblieben, und auch diese hatte nur wenig Wurzeln und eine halb zersetzte Zwiebel. Die Zwiebeln der anderen waren größtenteils so stark zersetzt, dass man nur die Stecknadelstücke wiederfand.

Ein Dutzend Kontrollzwiebeln, in einer Reihe, auf ähnliche Weise, aber ohne Strom behandelt, hatte 3 gesunde und 2 schwache Pflänzchen am 2. Febr. ergeben, von den übrigen waren hie und da noch Spuren von Wurzeln und halbzersetzten Zwiebeln zu finden.

Es leuchtet ein, dass die Verhältnisse, in die ich diese Zwiebeln gebracht hatte, sehr ungünstige waren, dass aber die nicht elektrisierten Zwiebeln sich besser durchzuschlagen vermocht hatten.

Versuch XVIII, *Hyacinthus orientalis,* 4 Sorten, von jeder 2 möglichst gleiche Zwiebeln, von denen die eine Reihe I elektrisiert wurde, die andere II zur Kontrolle diente. Durch Stecknadelstücke seitlich verbunden, wurde 48 Stunden lang (7.—9. Nov.) ein Strom von + 0,1 M.A. durchgeführt. Nachher wurden sie in

der üblichen Weise auf Gläser über Wasser gesetzt, worin sich bis 20. Dez. im Dunklen und in der Kälte die Wurzeln entwickelten. Von da an bis 2. Febr. im Warmhaus 18—20° C. Es ergab sich in dem Entwickelungsgang kein erheblicher Unterschied, nur dass 2 der elektrisierten Exemplare etwas weniger wurzelreich waren, und vielleicht demzufolge auch ein wenig später aufblühten. Beim Durchschneiden der Zwiebeln erwies sich, dass von den Elektroden aus sich eine Desorganisation ausgebreitet hatte, bei jeder an der einen Seite stärker als an der anderen; ich konnte nicht mehr ausfindig machen, wo die Anode, wo die Kathode gewesen sei; ein Vergleich mit den Versuchen an holzigen Gewächsen lässt die Vermutung nahe treten, dass an der Anode die Zwiebeln am stärksten angegriffen waren. Wie gewöhnlich bei Zwiebelkrankheiten, und speziell bei Hyazinthen verbreitete sich die Zersetzung nur in den Schuppen, wo sie entstand, und ging nicht von der einen Schuppe in die andere über.

Versuch XIX. *Crocus vernus.* Es zeigte sich, dass der Strom von 3 Elementen in 10 hintereinander mit Nadelstücken verbundenen Knollen zuviel Widerstand erfuhr; er war nicht merkbar. Das stimmt zu dem geringeren Wassergehalt, im Vergleich z. B. mit den Zwiebeln von *Galanthus.* Ich nahm daher jede Knolle einzeln; der Strom wechselte jetzt zwischen 0,05 und 0,10 M.A.: jede Knolle wurde 24 Stunden der Stromwirkung ausgesetzt. Am 5. Nov. wurden alle gepflanzt, nebst 10 Kontrollexemplaren. Bis 20. Dez. standen sie im kalten Zimmer, an diesem Tage wurden sie ins Warmhaus versetzt; die meisten Pflanzen zeigen jetzt schon ihre Blätter und es macht sich kein prinzipieller Unterschied bemerkbar. Von jetzt an bekommen die Kontrollexemplare entschieden einen Vorsprung, die behandelten gehen allmählich ein, und produzieren nur einzelne Blüten. Am 2. Febr., da ich alles aufräumte, konnte ich konstatieren, dass von den 10 Kontrollexemplaren 9 normal sich entwickelt und ausgeblüht hatten; von den 10 elektrisierten haben nur 3 geblüht und eine hat Blätter getrieben; von den anderen 6 ist fast gar nichts mehr vorhanden. Auch diese 4 zeigen in den alten Knollen einen eigentümlichen Verwesungsprozess, von den Elektrodenstellen ausgehend; die Stelle zeigt ganz andere Färbung als man bei dem gewöhnlichen Eintrocknen zugunsten der jungen Knollen findet.

Der Strom hat also die Knollen stark geschädigt.

Versuch XX. *Lilium eximians.* 2 Zwiebeln wurden vom 17.—20. Dez. elektrisiert. Strom 0,06—0,04 M.A. Sie waren nach dem Versuche, wo nicht ganz tot, doch so weit heruntergekommen, dass sie, gepflanzt, im Warmhaus Mitte Januar noch keine Wurzeln getrieben hatten. Von da an habe ich sie zufällig außer acht gelassen. Ein positives Resultat wird jedenfalls nicht erreicht sein.

Keiner von den Versuchen mit Zwiebeln und Knollen hat somit etwas Positives ergeben. Der Strom schädigte alle, er war jedenfalls zu stark oder währte zu lange. Nebenbei bemerke ich aber, dass der Strom in allen Fällen die Organe transversal, nicht in der Achsenrichtung passierte.

Der Zusammenhang zwischen elektrischen Wirkungen und Pflanzenleben ist bis jetzt nur stückweise in vereinzelt dastehenden Versuchen bearbeitet worden. Abgesehen von der Wirkung elektrischer Beleuchtung kann man folgende Beziehungen anführen.

1. Das Leitungsvermögen der Pflanzenstoffe und Pflanzengewebe. Die hierüber angestellten Versuche betreffen meistens ausgepresste Pflanzensäfte und Stammholz; weniger die lebenden Gewebe kleinerer Äste und Zweige.

2. Die in der Pflanze selber entstehenden Ströme, wie diese z. B. zwischen verletzten und intakten, verdunkelten und beleuchteten Stellen entstehen, wie sie unter dem Einfluss von äußeren Agentien, als Stöße, Torsion, Narkose, Temperaturwechsel u. s. w. abgeändert werden können, oder auch, wie sie spontan auftreten, bei spontanen Bewegungserscheinungen, z. B. *Hedysarum gyrans.*

3. Der Einfluss von Potentialdifferenzen zwischen den oberen und unteren Pflanzenenden, sowohl von stetigen natürlichen Unterschieden zwischen Erd- und Luftpotential, als auch von künstlich angebrachten Unterschieden, welche man durch über das Feld ausgebreitete Metalldrahtnetze den natürlichen gegenüber gesteigert hat. Wenigstens werden während mehrerer Stunden pro Tag diese Netze durch Maschinenwirkung elektrisch erhalten. (Da sie aber nicht von der Luft isoliert sind, verlieren sie ihre Ladung schon bald wieder, zum Teil auch absichtlich, siehe unten bei Nr. 4.) Wahrscheinlich muss man die Wirkung dieser Anordnungen (z. B. von Lemström, Berthelot u. a.) wenigstens zum Teil auf Induktionseinfluss zurückführen. Doch ist neben der Induktion hier auch zu denken an Übergang von Elektrizität durch sogen. „stille Entladungen". Sowohl die Deutung der Grannen der Getreidearten und der Spitze an den Nadelholzblättern, als auch die Versuchsanordnung, wobei aus dem vom Boden isolierten Metalldrahtnetze Metalldrähte herabhängen, zeigen an, dass es sich hier nicht nur um Induktion, sondern auch um Übergang von Elektrizität handelt. Daher auch die Notwendigkeit, die Maschinen regelmäßig arbeiten zu lassen, um den Potentialunterschied konstant zu erhalten, oder auch den Übergang fortdauern zu lassen.

4. Der Einfluss galvanischer Ströme, welche geführt werden durch das Medium, worin die Pflanzen wachsen, oder wenigstens zeitweilig sich befinden (Boden, Wasser, Luft). Insoweit als die Resultate von 3 nicht auf reine Potentialdifferenz, also auf reine

Induktion und Spannungsverschiedenheiten im Pflanzenkörper zurückzuführen sind, gehören sie eigentlich auch hierher, weil sie dann Folge sind von Elektrizitätsübergang, sei es nur durch die Luft. Mehr geradezu gehören in dieser Abteilung die Versuche, welche zeigten, dass angefeuchtete, oder in Wasser getauchte Samen, durch welche ein Strom geführt wurde, eher oder besser keimten als Kontrollexemplare. Der Strom wird wohl hauptsächlich durch das umgebende Wasser geleitet werden. Als besonderer Fall gehören auch hierzu die Beobachtungen und Versuche über Galvanotropismus (inkl. Elving'sche Krümmung). In diesen Versuchen lässt man einen Strom durch den Boden von einer Elektrode in den andern (z. B. Kohlenstäbe) gehen, und in diesem stetig durchströmten Boden beobachtet man die Wachstumsrichtung der Wurzeln, welche galvanotropische Krümmungen zeigen, die also einigermaßen den rheotropischen an die Seite gestellt werden können, von einigen Autoren aber auch mehr den chemotropischen, von anderen den traumatotropischen gleichgestellt werden. Die in dem Boden ausgebreiteten Drahtnetze, welche, wie die in der Luft, in elektrischem Zustande gehalten werden, können auch rein induktiv auf die Pflanzen wirken, wie obige; da ihre Ladung aber in dem feuchten Medium viel leichter Anlass zu Bodenströmungen gibt, gehören diese Versuche mehr als die mit den Luftnetzen zu denen mit dynamischer Elektrizität.

5. Der Einfluss der Stromrichtung in einem Medium auf die Bewegungsrichtung von darin sich befindenden einzelligen, oder wenigzelligen Lebewesen (Algen, Amöben) nimmt als Galvanotaxis eine etwas aparte Stellung ein.

6. Diesen verschiedenen Beziehungen habe ich jetzt noch eine hinzugefügt, welche sich von der vorigen dadurch unterscheidet, dass ich den Strom regelrecht durch den Pflanzenkörper führte und nur durch diesen Körper, nicht durch das umgebende Medium. Wir haben also einen Fall, der sich sowohl von der event. Induktion durch Potentialdifferenz als von Galvanotropismus unterscheidet. Inwieweit bei 4. der Strom auch die im feuchten Medium (Boden oder Wasser) sich befindenden Wurzeln oder Samen durchsetzt, ist schwerlich auszumachen, jedenfalls wird das besser leitende Medium den weitaus größten Teil desselben an sich ziehen. In meinen Versuchen dagegen hat das Medium gar keinen Anteil an der Stromleitung.

Weiter wurde der Effekt des Stromes nicht während, sondern nach Beendigung der Stromanwendung erzielt; die Wirkung gehört also zu den sogen. „Nachwirkungen". Die Frage bleibt jetzt noch offen, inwieweit der Effekt auch erreicht, oder vielleicht noch gesteigert sein würde, wenn der Strom während des Treibens, also während der Temperaturerhöhung, appliziert worden wäre.

Auch die Art des Effektes weicht insoweit von den bisherigen anderweitigen Erfolgen ab, dass hier nicht nur eine Steigerung der schon aktiv vorhandenen Lebensenergie auftritt, welche sich kundgibt in Beschleunigung und Verstärkung des schon vorhandenen, oder normalerweise anfangenden (Samen) Wachstums; sondern dass in Vers. I die autogene Ruheperiode abgekürzt, somit die ruhende Pflanze zu neuem Leben erweckt wurde. Inwieweit dieser Unterschied nur als ein oberflächlicher zu betrachten ist, lasse ich dahingestellt sein. Die Samenkeimung bildet vielleicht einen Übergang.

Meine jetzigen Versuche stehen in einem Knotenpunkt von 3 Versuchsreihen. Die eine Reihe ist die der praktischen Versuche, um zugunsten der Treiberei die Ruheperiode abzukürzen oder vielleicht gar aufzuheben. Die zweite ist die Reihe der Erklärungsversuche der Periodizität der Knospenruhe und -entwickelung, oder, wie man sie kurzweg nennt, der Ruheperiode und der Entwickelungsfaktoren. Wie Narkose, Kälte u. s. w. können auch galvanische Ströme stimulierend wirken, und diese Erkenntnis kann etwas zur Aufklärung beitragen. Die dritte Reihe ist die der Erkenntnis von den elektrischen Einflüssen auf das Pflanzenleben; von dieser Versuchsreihe habe ich im obigen einige Richtungen erwähnt.

Zwar fehlt bis jetzt zu einem Erklärungsversuch der obigen Resultate nur allzuviel; ihre Zahl ist dafür auch gar zu klein. Doch ist es vielleicht nicht nutzlos, zu erforschen, in welchen Richtungen man nach Erklärungen suchen kann.

Zur Knospenentfaltung im Frühjahr sind ohne Zweifel drei Faktoren notwendig, die sich zueinander gesellen müssen. Erstens der physiologische, d. h. die lebenden Zellen müssten zu erneuter Wirksamkeit gereizt werden. Zweitens der chemische, d. h. das Material zum Aufbau resp. Vergrößerung der neuen Teile und zu weiteren Funktionen der Zellen muss in passender (z. B. löslicher) Form und in genügender Menge zur Verfügung stehen. Drittens: der mechanisch-physische, d. h. die ganze Einrichtung muss so gestaltet sein, dass die inneren sowie die äußeren Energieformen (von den letzten z. B. die Bestrahlung), die, wo nicht die Urheber, so doch immerhin die letzten Ausführer der Erscheinungen in der organischen Welt sind, die passenden Vorrichtungen finden, um eingreifen und sich nützlich und geltend machen zu können. Zu diesen Vorrichtungen rechne ich z. B. die nötige Elastizität oder den nötigen Widerstand, die gehörige Abwechslung von Wasser und Luft in den Gefäßen, den erwünschten Unterschied zwischen dem Druck der atmosphärischen und der Gefäßluft, etc.

Ob diese drei Faktoren immer ganz auseinander zu halten sind? Der Satz: „die lebenden Zellen müssen zu neuer Wirksamkeit gereizt werden“, stellt gewiss einen Sammelbegriff dar, es ist viel-

leicht nach genügender Analysierung mancherlei darunter zu verstehen, was sich als zur chemischen oder physischen Seite gehörig herausstellen wird. Auch stehen die drei Faktoren nicht unabhängig voneinander da, indem z. B. eine notwendige chemische Änderung erst als Folge einer physiologischen auftritt; dennoch glaube ich prinzipiell diese Faktorentrennung machen zu dürfen.

Wenn nun in diesen drei Richtungen die Pflanze genügend vorbereitet ist, und der äußere Anlass (z. B. Bestrahlung) tritt auf, so schlägt der Baum aus. Es ist aber nichts weniger als gewiss, dass diese drei Faktoren zu gleicher Zeit gerade ihr Optimum erreicht haben werden. Wenn nun einer hinter den anderen zurücksteht, so folgt entweder noch keine oder eine dürftige und vielleicht abnorme Knospenentwickelung, sobald die Wärme dazu Anlass gibt. Auch dieser Vorgang, gleich wie alle anderen, welche von verschiedenen Faktoren abhängig sind, ist dem Gesetze des Minimums untergeordnet. Wenn einer von den Faktoren oder von den Faktorenreihen weniger günstig gestellt ist als die anderen, so wird der Umfang des Vorganges in erster Linie von dem Grad dieses Faktors abhängen.

Es ist nun sehr gut denkbar, dass die Elektrizität, sei es in statischer oder dynamischer Form, auf jede der genannten Faktorengruppen ihren Einfluss ausübt, also auf die eigentlich physiologischen, auf die elektrolytisch-chemischen und auf die mechanisch-physischen Vorrichtungen und Vorbereitungen, oder jedenfalls auf mehr als eine Gruppe. Diese Einflüsse brauchen nun bei verschiedenen Pflanzenarten nicht immer, auch wenn sie alle fördernd (oder hemmend) wirken, gleichen Schritt zu halten, ja nicht einmal bei verschiedenen Individuen ein und derselben Art, welche ja in Festigkeit, Wassergehalt u. s. w. der Gewebe etwas verschieden sein können. Und wie mit der Knospenentwickelung, so steht es auch mit der Keimung, dem späteren Wachstum, und eigentlich mit allen Lebenserscheinungen. Vielleicht lassen sich die oft einander widersprechenden, noch keineswegs zusammenfassbaren Resultate von Elektrizitätswirkung, außer aus der nicht genügend scharfen Stellung der Probleme und der Fragen in den Versuchsanordnungen, teilweise daraus erklären, dass in verschiedenen Fällen die Verhältnisse der obigen Teilwirkungen nicht die gleichen waren, dass man eben nur die Gesamtwirkung sieht, und nicht auch noch dazu, auf welchen Faktor sie gewartet hat, welcher Faktor also im Minimum war.

Dass außerdem noch Unterschiede zwischen der Wirkung von positiver und negativer Elektrizität besteht und somit auch die Stromrichtung dynamischer Elektrizität nicht gleichgültig sein wird, glaube ich bestimmt, doch wäre dies wohl noch weiter experimentell festzustellen.

Wageningen, 21. Juni 1907.

Über einen extrem verkürzten Entwickelungsgang bei zwei Bakterienspezies.

Von L. Garbowski.

(Mitteilung aus dem botanischen Institut Marburg, Direktor Prof. Dr. Arthur Meyer.)

Bei der Untersuchung eines frisch isolierten Bakteriums (*Bacillus tumescens* Zopf) fiel mir eine Erscheinung auf, welche wohl nicht ohne Interesse für die allgemeine Biologie ist.

Auf Dextroseagar kultiviert (Zusammensetzung s. Arth. Meyer „Praktikum der Botan. Bakterienkunde" S. 27), zeigte das Bakterium in ganz auffallender Weise Nachkeimung der Sporen. Eine schwache Nachkeimung bei *Bac. tumescens* wurde schon von Alfr. Koch[1]) beobachtet. Bei dem von mir isolierten Stamm trat diese Erscheinung so stark auf, dass sämtliche Sporen nach dem Ausreifen zur Auskeimung gelangten. Kaum wurden die ersten Sporen aus ihren Mutterzellmembranen in Freiheit gesetzt, was bei 28° auf dem genannten Nährboden ungefähr nach 36^{h} geschieht, so konnte man einige von ihnen schon im Keimungszustande beobachten. Zu dieser Zeit waren noch viele primäre Sporangien in der Kultur

Fig. 1.

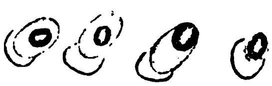
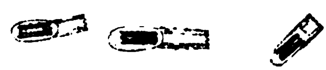


Fig. 2.



vorhanden. In dem Maße wie neue Sporen im Laufe der nächsten Tage ausgebildet wurden, sah man auch immer mehr auskeimende Individuen. Inzwischen werden die aus den ersten Sporen ausgewachsenen vegetativen Stäbchen zu einer zweiten Sporangiengeneration u. s. w. Da Keimungsbilder selbst nach 2—3 Monaten zu sehen sind, so folgt, dass auch die sekundären Sporen zum Auskeimen und wahrscheinlich auch zur nochmaligen Fruktifikation gelangen können.

Was aber besonders bei dieser Nachkeimung der *Bac. tumescens*-Sporen auffällt, ist das Auftreten von Keimstäbchen, denen noch die alte Sporenmembran anhängt und welche trotzdem schon neue Sporenanlagen aufweisen, wie Fig. 1 darstellt. Hier wird das Keimstäbchen direkt zu einem Sporangium.

Da Stäbchen im Teilungszustande nur selten in den älteren Kulturen zu sehen sind, dagegen Keimungsbilder und Sporangien immer vorkommen, so lässt sich vermuten, dass die erwähnte Erscheinung der direkten Umwandlung des Keimstäbchens zum Sporangium öfter stattfinden muss. Beobachten kann man dieselbe nur dann, wenn die Sporenhaut noch dem Keimstäbchen anhaftet.

1) Alfr. Koch. Über Morphologie und Entwickelungsgeschichte einiger endosporer Bakterien. Bot. Ztg. 1888.

Die neue Spore füllt das Keimstäbchen bisweilen so vollständig aus, dass man den Eindruck erhalten könnte, es trete direkt eine neue Spore aus der alten Sporenhaut heraus.

Auch bei *Bac. asterosporus* konnte ich Keimsporangien beobachten (Fig. 2). Es ist daher möglich, dass wir es hier mit einer allgemeineren, durch die Bedingungen der künstlichen Kultur verursachten Erscheinung zu tun haben.

Die Folge der allgemeinen sekundären Sporenbildung von *Bac. tumescens* war eine allmähliche Abnahme der Sporengröße beim Älterwerden der entsprechenden Kulturen. Die folgende tabellarische Zusammenstellung illustriert den Verlauf dieser Erscheinung am besten. Sie gibt die Länge von je 100 Sporen einer 40 Stunden, 3 Wochen und 3 Monate alten Kultur auf Dextroseagar an.

Länge in μ	Individuenzahl		
	I.[1]	II.	III.
0,8	—	4	1
1,0	—	7	4
1,2	—	17	8
1,4	—	12	34
1,6	2	13 [a—10, b—3]	29
1,8	10	6	21
2,0	22	18	3
2,2	30	13	—
2,4	20	4	—
2,6	14	3	—
2,8	2	3	—

Die angeführten drei Zahlenreihen entsprechen je einer Variabilitätskurve der Sporengröße (Länge) von *Bac. tumescens.* Nebeneinander sind sie im nebenstehenden Diagramm auf einer Koordinatenebene dargestellt.

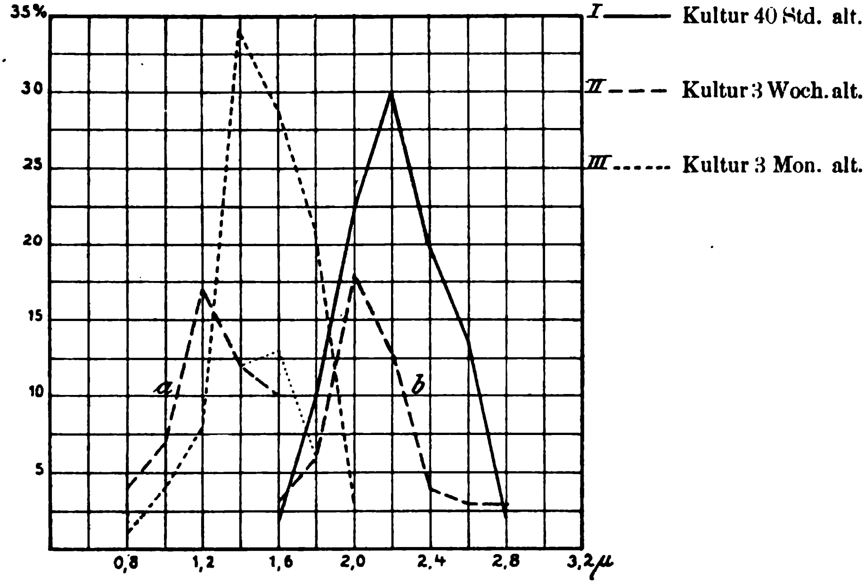
Die mittlere Kurve II hat einen unregelmäßigen Verlauf. Es ist eine zweigipfelige Variationskurve mit zwei Maximis, einem bei 1,2 μ und einem zweiten bei 2,0 μ.

Ich habe diese Kurve in zwei Teile zerlegt, indem ich von den 13 Individuen, welche auf die Ordinate 1,6 kommen, 10 auf den linken Teil (a) und 3 auf den rechten (b) bezog. Wir sehen, dass a einen Übergang zu der Kurve III bildet, während b noch an I erinnert. Eine 3 Wochen alte Kultur besteht etwa zur Hälfte aus primären und den größeren sekundären Sporen, zur anderen — aus den viel kleineren Sporen höherer Ordnung. Die Zahl der letzteren wächst in älteren Kulturen immer mehr, bis schließlich nur diese übrig bleiben, so dass die Variationskurve wieder ihren regelrechten

1) Die Zahlenreihe I ist für 50 Individuen gemessen und auf 100 umgerechnet worden.

Verlauf annimmt, nur auf der Ordinatenebene gegen I gänzlich verschoben erscheint.

Berechnet man in bekannter Weise durch Interpolation die theoretischen Durchschnittswerte für die Tabellen I und III, so erhält man: $M_I = 2{,}21\ \mu$; $M_{III} = 1{,}52\ \mu$. Für die unregelmäßige Kurve II hätte die Berechnung einer einzigen Mediane keinen Wert, wohl aber hat sie es für ihre zwei Hälften a und b. Die entsprechenden Größen betragen: $M_{IIa} = 1{,}26\ \mu$; $M_{IIb} = 2{,}08\ \mu$.



Nur in den Kulturen auf normalem Dextroseagar war die Erscheinung der Nachkeimung von *Bac. tumescens* in dieser prägnanten Weise zu sehen. Auf $^1/_3$ Dextroseagar (1 Teil gew. D.Ag. + 2 Teile wässerige Agarlösung) kamen sekundär auskeimende Sporen nur vereinzelt vor, weshalb auch die anfängliche Sporengröße in den Kulturen viel länger, zum Teil sogar konstant erhalten blieb.

Folgende Tabelle zeigt die Sporengröße einer 2 Monate alten Kultur auf $^1/_3$ Dextroseagar:

Länge in μ	Individuenzahl
1,4	4
1,6	5
1,8	13
2,0	17
2,2	31
2,4	15
2,6	11
2,8	3
3,2	1

$M = 2{,}17\ \mu$.

Dieses verschiedene Verhalten auf zwei Nährsubstraten, welche dieselbe chemische Zusammensetzung, aber verschiedene Konzentrationsverhältnisse aufweisen, spricht dafür, dass es der Überfluss an Nährstoffen ist, welcher die wiederholte abgekürzte Entwickelung des Bacillus verursacht. Es sind auch — insbesondere in Asterosporuskulturen — die nachkeimenden Sporen verhältnismäßig am leichtesten im unteren Teil des Kulturröhrchens, wo die Nährstoffschicht am dicksten und die Feuchtigkeitsverhältnisse am günstigsten sind, zu finden. Ich fand übrigens, dass auf Nähragar, welcher, außer den üblichen mineralischen Bestandteilen, als Stickstoffquelle Kalisalpeter und als Kohlenstoffquelle Glyzerin enthielt, keine sekundäre Entwickelung stattfand, während diese auf Salpeter-Zuckeragar resp. auf Ammoniumtartrat-Glyzerinagar sehr spärlich, auf Ammoniumtartrat-Zuckeragar sehr reichlich beobachtet werden konnte.

Der Bacillus wurde Ende November 1906 isoliert.

Nach einem halben Jahr künstlicher Kultur, unter öfterem Umimpfen auf demselben Nährboden, ist die Durchschnittsgröße der Sporen gesunken, was folgende zwei Zahlenreihen veranschaulichen. Sie stellen die Sporengrößen der 48 Stunden alten Kultur von *Bac. tumescens* auf $^1/_3$ Dextroseagar vom Anfang Juni 1907 dar.

Länge in μ	Individuenzahl	
	I.	II.
1,2	4	5
1,4	27	23
1,6	32	30
1,8	25	22
2,0	9	10
2,2	3	8
2,4	—	2
	M = 1,62 μ	M = 1,65 μ

Auch die Nachkeimung der Sporen war bei dem an die neuen Lebensbedingungen bis zu einem gewissen Grade angepassten Organismus bei weitem nicht so anschaulich und allgemein, wie kurz nach seiner Isolierung.

Das wichtigste in meiner Mitteilung ist also

1. die auffallende Erscheinung der morphologischen Vereinfachung und
2. die damit verbundene zeitliche Abkürzung des Entwickelungsganges von Spore zu Spore.

Die latente Segmentierung der Mollusken.

Von Dr. Werner Marchand.
(Aus der zoologischen Station in Neapel.)

Eine vor kurzem erschienene Mitteilung von R. T. Günther[1]) veranlasst mich, einige Gedanken mitzuteilen, welche vielleicht zur Klärung der einmal angeregten Frage beitragen könnten.

Günther spricht die Überzeugung aus, dass die Klasse der Chaetognathen „in ihrem Bau den ältesten Vorfahren des Molluskenphylums näher kommt als jedem andern Kreise des Tierreichs" und unterstützt diese Behauptung durch Aufzählung einiger Vergleichspunkte.

Zunächst seien einige Worte der Kritik erlaubt.

Eigenschaften wie wurmförmiger Körperbau und bilaterale Symmetrie können nicht zum Vergleich herangezogen werden, da sie auch außerhalb der beiden betrachteten Familien verbreitet sind. Die „Abwesenheit unzweifelhafter Segmentation" ist schon als negativer Charakter nicht erwähnenswert — man könnte sonst z. B. auch die Abwesenheit von Flügeln als charakteristisch ansehen.

Neben einer Reihe diskutabler Eigenschaften wird noch die Tendenz der pelagischen Mollusken herangezogen, Schale, Mantel, Kieme und Fuß zurückzubilden.

Für die pelagischen Cephalopoden kann eine Rückbildung von Mantel und Fuß nicht behauptet werden. Wenn Verf. Phyllirhoë als Beispiel anführt, so darf nicht vergessen werden, dass Rückbildung der Schale auch bei Landschnecken verbreitet ist.

Die von Günther vorgeschlagene Bereicherung unserer systematischen Nomenklatur (Einteilung der Mollusken in Nectomalacia und Herpetomalacia) ist nicht notwendig und daher überflüssig. Die Fähigkeit zu schwimmen, findet sich auch bei einigen *Lamellibranchiata* (Pecten) und *Gasteropoda (Aplysia, Pteropoda)*, während es andererseits nicht unwahrscheinlich ist, dass den heutigen Cephalopoden nahestehende Formen festsaßen oder doch wenigstens nicht frei schwammen.

Da es mir übereilt erscheint, über den Verwandtschaftsgrad zwischen Mollusken und Chaetognathen streiten zu wollen, ehe über „die ältesten Vorfahren des Molluskenphylums" bestimmtere Vorstellungen herrschen, möchte ich nur einige Gedanken anführen, welche, wie mir scheint, bei einer Analyse der Molluskenorganisation berücksichtigt werden müssen.

Zunächst muss bei phylogenetischen Spekulationen festgehalten werden, dass die in einer Gruppe durchschnittlich häufigste gegenwärtige Organisation zwar als Typus aufgestellt, aber nie als Stammform betrachtet werden kann.

1) R. T. Günther, Die Stellung der Chaetognathen im System, Zool. Anz. Bd. XXXII, Nr. 2, p. 71, 6. August 1907.

Wenn wir also gegenwärtig bei den Mollusken z. B. am häufigsten zwei Kiemen antreffen, so ist damit für die „ursprüngliche" Molluskenorganisation nicht das mindeste gesagt, ebensowenig wie die große Verbreitung des Hermaphroditismus an sich irgend etwas beweist für ein hermaphroditisches Urmollusk. Ein Urteil über die Stammform gewinnen wir erst auf Grund der Kenntnis gewisser Entwicklungsgesetze.

Wenn wir also in Lang, Vgl. Anat. Wirbellosen (I. Mollusken) S. 34 Fig. 51 ein „hypothetisches Urmollusk" mit zwei Kiemen ausgestattet, abgebildet finden, so erinnern wir uns, dass viele Mollusken allerdings nur eine Kieme, andere gar keine besitzen, dass aber in diesen Fällen aus bestimmten Gründen Rückbildungen angenommen werden.

Umgekehrt treffen wir aber bei *Nautilus* vier Kiemen an, und um dem Schema treu zu bleiben, hilft man sich mit der Annahme einer Verdoppelung, ohne sich indessen zu fragen, ob und unter welchen Bedingungen eine solche phylogenetische Verdoppelung naturgesetzlich möglich ist.

Es ist daher immerhin von Interesse, diese Frage einmal aufzuwerfen.

Eine phylogenetische Verdoppelung durch allmähliche, von Generation zu Generation fortschreitende Spaltung eines differenzierten Organs wie der Ctenidie ist offenbar ebenso undenkbar, wie wenn bei einer Säugetierart allmählich aus einem Kopfe zwei werden sollten. Man versuche nur sich die Übergangsstadien vorzustellen!

Sprunghafte Doppelbildungen, die in der Ontogenie unter der Einwirkung bestimmter, nicht mit Notwendigkeit in jeder Generation sich wiederholender Reize entstehen, sind als Regenerationserscheinungen an Individuen ohne phylogenetische Bedeutung, kommen also für unsern Fall nicht in Betracht.

So viel ich beurteilen kann, kennen wir überhaupt nur zwei Fälle, in denen im Verlauf der phylogenetischen Entwickelung an Stelle eines Organs mehrere auftreten.

Der erste betrifft die phylogenetische Spaltung eines ursprünglich einfachen, einheitlich funktionierenden Organs in zwei oder mehrere Organe mit verschiedenen Funktionen durch einen Prozess der Arbeitsteilung.

Streng genommen handelt es sich hier nie um eine Mehrfachbildung des gleichen Organs, sondern um die Entwickelung mehrerer ungleichartiger Organe aus einem gemeinsamen Ursprungs- oder Stammorgan.

Der zweite Fall ist die sogen. seriale Organvermehrung. Diese können wir auffassen als eine Doppel- oder Mehrfachbildung eines Organs in der Ontogenie, welche dadurch hervorgerufen wird, dass ein innerer oder äußerer Reiz im Gegensatz zu früheren phylo-

genetischen Perioden von Generation zu Generation an Bedeutung zunimmt oder abnimmt. So kann durch allmähliches Günstigerwerden der Ernährungsverhältnisse für irgendeine Anlage eine Organvermehrung eingeleitet werden, indem die quantitative Vermehrung der Anlage bei ihrer ontogenetischen Entwickelung zu einer Spaltung der Anlage in mehrere führen kann.

Da die phylogenetische Spaltung eines Organs durch Arbeitsteilung immer zu ungleichartigen Gebilden führt, kann sie für unseren Fall ausgeschlossen werden.

Es bleibt also nur die Annahme einer serialen Mehrfachbildung übrig.

Um nicht den Anschein zu erwecken, als solle zwischen beiden Erscheinungen ein prinzipieller Gegensatz konstruiert werden, der in Wirklichkeit durchaus nicht besteht, sei darauf hingewiesen, dass zwei Prozesse, Sonderung der Funktionen und Teilung von Zellkomplexen stets ineinander greifen, dass es sich aber aus praktischen Gründen empfiehlt, die typischen Extreme zu sondern. Gerade die Fälle, in denen der Prozess der Arbeitsteilung mehr in den Hintergrund tritt, sind die der serialen Organvermehrung.

Sei es nun, dass wir den einfachsten, aber in der Tierreihe seltensten Fall annehmen wollen, dass nämlich unter dem Einfluss eines phylogenetischen Reizes eine Spaltung in zwei gleichgroße und gleichartige Organe eingetreten sei, sei es, dass wir die periodische Wiederholung eines stets an Bedeutung zunehmenden Knospungs- oder Sprossungsprozesses annehmen wollen (scharfe Grenzen lassen sich zwischen beiden Erscheinungen nicht ziehen) — in jedem Falle muss die Anlage zu dieser Mehrfachbildung bei der Art vorhanden gewesen sein.

Ist also bei *Nautilus* durch seriale Mehrfachbildung — unter bestimmten Einflüssen — ein zweites Paar Kiemen entstanden, so sind wir genötigt anzunehmen, dass bei allen Mollusken die Anlage zu einer serialen Mehrfachbildung der Kiemen vorhanden war — und unter gleichen Bedingungen wie sie den *Nautilus* tragen, auch entfaltet sein müsste, dass also alle Mollusken der Anlage nach mindestens vier Kiemen besaßen.

Es soll damit nicht behauptet werden, der Urmollusk habe vier ausgebildete, typische Ctenidien besessen.

Der Umstand, dass wir bei den verschiedensten Molluskengruppen das Ctenidium wiederfinden, hat die Annahme veranlasst, dass auch die gemeinsame Stammform Ctenidien gehabt haben müsse, die dann das gemeinsame Erbteil der einzelnen Stämme geworden sei. Diese Annahme ist indessen unbegründet, da bei verwandten Gruppen aus homologen Anlagen identische oder doch sehr ähnliche Gebilde hervorgehen müssen, sofern nur die für diese Gebilde wesentlichen äußeren Einflüsse ungefähr die gleichen bleiben.

Dass die äußeren Einflüsse übrigens durchaus nicht immer die gleichen waren, darauf deuten die immerhin recht bedeutenden Verschiedenheiten in der qualitativen und vor allem auch numerischen Ausbildung der Ctenidien hin.

Wenn wir also bei den meisten Mollusken weniger als vier Kiemen zur Ausbildung kommen sehen, so sind wir zu der Annahme gezwungen, dass bei ihnen aus bestimmten Gründen mehrere Kiemenanlagen rückgebildet oder zugunsten der ausgebildeten unterdrückt worden sind. Ohne behaupten zu dürfen, dass die gemeinsame Urform etwa die vier Ctenidien des *Nautilus* ausgebildet besessen hätte, müssen wir vielmehr annehmen, dass von mehreren, sagen wir vier Anlagen, bei dem *Nautilus* allein vier, bei den Dibranchiaten nur zwei, bei andern Mollusken zwei, oder eine, oder selbst gar keine, zur Ausbildung gelangten.

Die Annahme einer mindestens vierfachen Anlage der Molluskenkieme wirft einiges Licht auf die Tatsache, dass die vier Kiemen des *Nautilus* frei in die Mantelhöhle hineinhängen, während die beiden Kiemen der Dibranchiaten an der Mantelwand befestigt sind, und zwar durch Vermittelung der sogen. Blutdrüse, eines Gebildes etwas zweifelhafter Funktion, das dem *Nautilus* fehlt. Es liegt sehr nahe, in dieser „Blutdrüse“ ein der Kieme des zweiten Paares homologes Organ zu sehen. Da ich selbst gegenwärtig nicht in der Lage bin, dieser interessanten Frage nachzugehen, kann ich nur darauf aufmerksam machen, dass die Topographie des Organs keinen wesentlichen Widerspruch zu unserer Annahme zu enthalten scheint.

Um auf die übrigen Molluskengruppen nicht weiter eingehen zu müssen, möchte ich nur hervorheben, dass es andererseits auch keinen einzigen Fall gibt, in dem bei Mollusken mit Sicherheit mehr als vier Kiemen nachgewiesen werden können.

Die Kiemen der Chitoniden können, wie die Einfachheit der Herzvorhöfe andeutet, als die Sekundärfiedern von zwei, resp. vier, der Länge nach angewachsenen Kiemen angesehen werden, keinesfalls aber ohne weiteres als Beweis ursprünglicher Segmentation dienen. Dass Kiemen der Länge nach „anwachsen“ (um diesen Ausdruck auf die Phylogenie zu übertragen), ist eine bei Mollusken verbreitete und naturgesetzlich sehr wohl verständliche Erscheinung. Es kann allerdings nicht bestritten werden, dass in anderen Gruppen (*Brachyura*) eine weitgehende Zentralisation des Herzens stattgefunden hat, ohne dass die Kiemen davon mitbetroffen sind.

Es liegt also auch unter Berücksichtigung dieses Einwandes kein zwingender Grund vor, mehr, aber auch nicht weniger als vier Kiemenanlagen für das „Urmollusk“ voraussetzen. Da deren enge Beziehungen zum Gefäß- und Exkretionssystem bekannt sind,

da ferner tatsächlich bei *Nautilus* der Vierzahl der Kiemen auch eine Vierzahl der Herzvorhöfe, der Nieren und der Perikardialdrüsen entspricht, welche wiederum eine Vierzahl der Coelomanlagen vermuten lässt, so lässt sich das Gleiche wie für die Kieme nach Analogie auch für diese mit ihr korrelativ verbundenen Perikardialorgane nachweisen, auch sie müssen bei allen Mollusken ursprünglich in doppelter Anlage, also in zwei Paaren, vorhanden gewesen sein.

Diese doppelte Ausbildung einer ganzen Organgruppe kann als ein Analogon zu typischer Metamerie angesehen werden, zumal da es sich um einen Organkomplex handelt, der bei Segmentaltieren vor allem die Metamerie erkennen lässt.

Es könnte indessen gegen die Annahme echter Metamerie der Einwand gemacht werden, dass die seriale Vermehrung der Kieme, also eines einzelnen Organs auch durch einen äußeren Faktor, z. B. die Zunahme der Sauerstoffzufuhr bedingt sein könne, und dass erst sekundär eine Verdoppelung der mit der Kieme in physiologischer Korrelation stehenden Organe eingetreten sei. Ohne die Frage diskutieren zu wollen, ob nicht überhaupt j e d e seriale Mehrfachbildung als ein Beweis von ursprünglich metamerer Anlage anzusehen sei, können wir in diesem Fall den Nachweis tatsächlicher Metamerie durch eine Betrachtung der Geschlechtsorgane liefern, bei denen eine unmittelbare physiologische Korrelation mit den Atmungsorganen nicht zu bestehen scheint.

Wie ich früher wahrscheinlich zu machen versuchte, lassen sich die Cephalopoden auf Stammformen zurückführen, welche vier getrennte Leitungswege besaßen, auf jeder Seite je einen männlichen und einen weiblichen, welche späterhin proximalwärts verschmolzen, einen Zwittergang bildeten und endlich durch Rückbildung des einen und kompensatorische Ausbildung des anderen Geschlechts zu einer Verteilung der Geschlechter auf männliche und weibliche Individuen führten. Da die Verschmelzung der beiden Gänge, wenigstens im männlichen Geschlecht, keine vollständige war, lässt sich in der Tat noch jetzt die vierfache Ausmündung des Geschlechtsleiters nachweisen.

Eine Ähnlichkeit mit den hermaphroditischen Geschlechtsleitern vieler Gastropoden ist unverkennbar und legt die Vermutung nahe, dass auch bei diesen, wo wir oft sehr weit getrennte Ovidukte und Spermatodukte antreffen, eine unvollkommene Verschmelzung früher völlig getrennter Gänge stattgefunden hat, zumal da die Annahme der allmählichen Spaltung eines Ganges auf theoretische Schwierigkeiten stoßen würde.

Bei Gasteropoden wie bei Cephalopoden ist der Geschlechtsleiter häufig nur einseitig ausgebildet, bei beiden nehmen wir aus gleichen Gründen eine ursprünglich beiderseitige, symmetrische Anlage an. Treffen wir nun in dem einseitig ausgebildeten Leitungs-

apparat einen ähnlichen Bauplan wie bei dem der Cephalopoden, so sind wir zunächst berechtigt, auch eine analoge Entstehungsweise anzunehmen, bevor das Gegenteil bewiesen wird.

Auch für die Gastropoden würde demnach eine Stammform in Betracht kommen, welche vier getrennte Leitungswege besaß, und zwar je einen männlichen und einen weiblichen auf jeder Seite.

Um den Gedankengang konsequent zu verfolgen, sei nun die Frage gestellt, ob auch die sogen. Zwitterdrüse der Gasteropoden wie der Zwittergang das phylogenetische Verschmelzungsprodukt ursprünglich getrennte Gonaden darstellt, deren wir nach Analogie ebenfalls vier annehmen müssten. Dieser Annahme steht in der Tat nichts im Wege.

Aus dem Umstande, dass wir die Leitungswege um so inniger verschmolzen finden, je näher wir der Gonade kommen, kann mit einiger Sicherheit vermutet werden, dass sich die größte Verschmelzungstendenz in der Gonade selbst finden wird, zumal wo diese am Hinterende des Körpers zu liegen kommt. Auch fehlt es nicht an tatsächlichen Befunden, die die Richtigkeit unserer Theorie zu bestätigen scheinen. Bei einer ganzen Anzahl von Mollusken *(Prosobranchia*, viele *Lamellibranchiata)* finden sich paarige Gonaden, auch bei Cephalopoden und Pulmonaten ist oft eine Zweilappigkeit unverkennbar, und zwar lassen sich Beispiele sowohl für paarige Hoden und paarige Ovarien, wie auch für paarige Zwitterdrüsen anführen. Endlich konstatieren wir bei einigen Muscheln *(Poromya. Anatinacea)* das wirkliche Vorkommen von vier getrennten Gonaden, zwei männlichen und zwei weiblichen, mit vier getrennten Leitungswegen.

Es scheint also, dass sich für die Geschlechtsorgane und deren Leitungswege in ähnlicher Weise wie für den Perikardialkomplex eine Anlage in zwei Paaren ergibt. Da es sich hier um Organe handelt, bei denen eine direkte physiologische Korrelation mit dem Kiemenapparat nicht behauptet, wenn auch nicht unbedingt bestritten werden kann, so neigt sich die Wagschale doch zugunsten der Annahme, dass es sich hier um eine seriale Mehrfachbildung eines ganzen Organkomplexes aus inneren Gründen handelt, nicht aber darum, dass die gesteigerte Entwickelung eines Organs die Entwickelung der übrigen gleichsinnig beeinflusst hätte.

Wir sind um so mehr gezwungen, in diesem Fall echte Metamerie anzunehmen, als sich gerade diejenigen Organe in doppelter Ausbildung vorfinden, die bei typischen Segmentaltieren vor allem die Metamerie erkennen lassen.

Es seien daher noch einige Worte dem Coelom gewidmet. Die engen Beziehungen des Coeloms einerseits zu der Gonade, andererseits zu dem Kiemenapparat machen es ohnehin wahrscheinlich, dass wir auch hier eine vierfache Anlage vermuten müssen.

Wenn wir ferner in Betracht ziehen, dass die Geschlechtsleiter selbst in der Ontogenie von dem Coelom sich abspalten, demnach phylogenetisch durch Arbeitsteilung aus ihm hervorgegangen sein müssen, dass andererseits Nieren und Perikardialdrüsen wieder als durch Arbeitsteilung abgesonderte Teile des Coeloms aufzufassen sind, so scheint es, als wäre die vierfache Anlage der Coelomsäcke in Verbindung mit der der Kiemen und der Gonaden das eigentlich ursprüngliche dieser Metamerie.

Wir kommen also zu dem Schlusse, dass alle Mollusken auf Stammformen zurückgehen, welche der Anlage nach Gonaden, Kiemen und Coelomsäcke (und die von ihnen abgeleiteten Organe) in mindestens zwei Paaren besaßen. Daraus ergibt sich eine ursprüngliche Zusammensetzung aus mindestens drei Segmenten, einem Kopf- und zwei Geschlechtssegmenten mit getrennten Ausführgängen.

Ich möchte vor allem betonen, dass in der metameren Wiederholung der genannten Organgruppe das wesentliche Kennzeichen echter Metamerie besteht, und dass die Frage nach einer äußeren Segmentierung hier nicht gestreift zu werden braucht.

Zieht man alles dies in Betracht, so erscheint allerdings ein Vergleich mit den Chaetognathen berechtigt. Zu den von R. T. Günther angeführten Übereinstimmungen, die ich aus Mangel an Sachkenntnis mich nicht zu diskutieren getraue, wäre noch die Dreigliedrigkeit des Körpers und die Verteilung der Geschlechter auf vier paarweise angeordnete Gonaden mit getrennten Ausführwegen hinzuzufügen.

Indessen sind Behauptungen über nähere verwandtschaftliche Beziehungen zwischen einzelnen Gruppen stets mit Vorsicht aufzunehmen. Es ist vor allem nicht bekannt, ob die Dreigliedrigkeit des Körpers bei den Chaetognathen eine ursprüngliche oder eine sekundäre ist. Es ist ferner zu vermuten, dass die Zahl der Segmente, welche den Molluskenkörper ursprünglich zusammensetzen, eine viel größere ist als wir jetzt nachweisen können. Die jetzt vorhandenen „Segmente“ sind vielleicht Zentralisationen ganzer Segmentgruppen.

Es ist allerdings möglich, dass die Dreigliedrigkeit ein Zustand ist, der unter Umständen lange beibehalten wird. Doch ist schon die Verteilung der Geschlechter auf verschiedene Segmente wie bei den Chaetognathen ein Beweis von Zentralisation, und was das Kopf-„Segment“ anbetrifft, so sei daran erinnert, dass bei Wirbeltieren und bei Insekten Vereinigungen zahlreicher Segmente zu sekundären Segmenten sehr verbreitet sind, und dass namentlich der Kopf gewöhnlich aus einer sehr großen Zahl von Segmenten zusammengesetzt ist.

Um direkte Anknüpfungspunkte an die „ältesten Vorfahren des

Molluskenphylums" zu finden, müssten wir vielleicht eher einige altertümliche Annelidengruppen zum Vergleich heranziehen. Denken wir uns die durch Arbeitsteilung erfolgten Spezialisierungen des Molluskenkörpers hinweg, so kommen wir in der Tat auf Organismen, welche in dem Besitz eines dorsal gelegenen Blutgefäßes, eines ventral gelegenen Nervensystems, eines (nicht deutlich gegliederten) dreiteiligen Darms und der metameren Anlage von Gonaden, Coelomsäcken und respiratorischen Körperanhängen eine vollkommene Analogie zu der ursprünglichen Annelidenorganisation bilden würden.

Auch ohne über die Frage der Verwandtschaft der Mollusken mit den Chaetognathen zu einer Entscheidung gelangt zu sein, sind wir doch zu dem Resultat gekommen, dass es nicht zulässig scheint, die Mollusken, wie bisher üblich, als ungegliederte Tiere aufzufassen.

Wir haben vielmehr allen Grund, von einer latenten Segmentierung der Mollusken zu sprechen.

Auf die Versuche, welche gelegentlich gemacht worden sind, Spuren einer Segmentierung im Molluskenkörper zu entdecken, möchte ich an dieser Stelle nicht näher eingehen. Stets leitete der Gedanke an eine Zusammensetzung aus einer größeren Zahl von Einzelsegmenten, eine Möglichkeit, die auch durch unsere Überlegung durchaus offen gelassen wird.

Dass allem Anschein nach Beziehungen zwischen Segmentierung und Organisationshöhe bestehen, und dass daher auch theoretisch derartige Versuche berechtigt sind, sei in diesem Zusammenhange nur gestreift.

Franz Doflein, Ostasienfahrt.

Erlebnisse und Beobachtungen eines Naturforschers in China, Japan und Ceylon.

Mit zahlreichen Abb. im Text, 18 Taf. u. 4 Karten. Leipzig 1906, Verlag von B. G. Teubner.

Doflein's Reisebuch birgt im Rahmen einer frischen und lebensvollen Schilderung seiner Erlebnisse zahlreiche biologische Mitteilungen, die sich teils auf sein eigentliches Reiseziel, die Erforschung der Tiefseefauna der Sagamibucht, beziehen, teils gelegentlich auf den verschiedenen Etappen der Reise angestellt wurden. Da sie in einem nicht eigentlich wissenschaftlichen Werk versteckt sind, sei einiges daraus für die Leser des Biol. Centralbl. extrahiert.

Oft ist in dem Buch von den mannigfachen Anpassungen an die Außenwelt (Mimikry, Schutz- und Warnfarben) die Rede, die dem Tropenreisenden auf Schritt und Tritt begegnen und ihn diese Probleme mit ganz anderen Augen betrachten lassen, als es der am grünen Tisch theoretisierende vermag.

So enthält das 9. Kapitel eine anschauliche Schilderung der Korallenbänke mit ihrer Farbenpracht und all dem bunten Getier.

das sich zwischen ihnen herumtreibt. Von Interesse sind dabei die Beobachtungen über die Warnfarben von *Trigla kumu* L. u. G. und *Lepidotrigla Burgeri* T. u. S. In der Ruhe sieht man von dem Tiere nur — außer dem roten Körper — die rote Unterseite der schmetterlingsflügelartigen Flossen. Wird das Tier erschreckt, so entfaltet es seine Flossen und zeigt plötzlich schillernde Farben, wie Kupfergrün, Blau oder einen sammetschwarzen Augenfleck, ein frappanter Gegensatz warmer und kalter Töne, der auf den Verfolger verblüffend wirken muss.

Besonders im Streite der Meinungen diskutierte Beispiele für echte Mimikry sind die der von den Vögeln verfolgten Schmetterlinge, die Form und Farbe übelschmeckender Arten angenommen haben. Die Grundlagen dieser Deutung, die starke Verfolgung der Schmetterlinge durch Vögel, wurde vielfach bestritten. D. kann nach seinen Beobachtungen im Dschungel von Ceylon (26. Kap.) nicht begreifen, wie Naturforscher, welche Jahre und Jahrzehnte in den Tropen zubrachten, diese Tatsache leugnen konnten. Zeitweise fand er alle *Colias*, *Pieris*, *Papilio*, *Elymnias*, *Kypolimnas* von Bienenfressern verletzt, die ihnen ein Stück aus dem Hinterflügel herausgebissen hatten. Einige Arten aber, die zwischen den anderen flogen, waren niemals verletzt, so *Ornithoptera darsius* Gray, deren Raupe sich von einer Giftpflanze nährt, was vielleicht der Grund der Ungenießbarkeit für die Vögel ist. Auch für unsere Zunge haben diese Pharmakophagen einen widerwärtigen Geschmack. Andere ebenfalls von den Vögeln verschonte Formen waren *Danais* und *Euploea*, die einen Duftpinsel besitzen, der einen auch für den Menschen wahrnehmbaren Duft ausströmt. Hübsch ist im Anschluss hieran die Beobachtung, dass auf freien Flächen, wo zahlreiche Raubvögel den Bienenfressern gefährlich sind, die Schmetterlinge unverletzt waren, so dass die Raubvögel hier sozusagen als die Beschützer der Schmetterlinge auftreten.

Besondere Kapitel sind den pilzzüchtenden Termiten und den roten Weberameisen gewidmet, auf die hier aber nur hingewiesen zu werden braucht, da der Verf. darüber in dieser Zeitschrift bereits ausführlich berichtete.

Dem eigentlichen Problem seiner Reise, der Tiefseefauna der Sagamibucht, ist auch in diesem Buch ein besonderes Kapitel eingeräumt worden. Das Charakteristikum dieser See ist, dass bereits in geringem Abstand von der Küste bedeutende Tiefen vorhanden sind, bis über 1000 m. Dazwischen finden sich einige kraterartige Becken von bis 1775 m Tiefe. Eine Art von Schlucht stellt eine direkte Verbindung mit den großen Tiefen des Stillen Ozeans her. In der Sagamibucht vereinigen sich nun die Tiere dieser Tiefsee mit den japanischen Seichtwassertieren sowie mit tropischen und nordischen Einwanderern. Hervorzuheben ist der ungeheure Tierreichtum der Bucht; er ist bedingt durch das sehr reichgegliederte Bodenrelief, das neben einer großen Fläche die verschiedensten Lebensbedingungen gewährleistet. Die Nahrung rieselt an diesen Stellen aber stets reichlich herab durch die Planktonorganismen, welche beim Zusammentreffen eines kühlen und warmen Stromes

absterben. Von den mit diesen Strömen geführten Organismen werden übrigens auch manche sich dauernd angesiedelt haben, da tropische Formen im seichten, arktische im tiefen Wasser die ihnen zusagenden Bedingungen finden.

Weiterhin ist auffallend, dass Tiefseeformen (1000—3000 m) hier in ganz geringen Tiefen vorkommen (100—300 m). Die Lebensbedingung dieser Formen dürfte nicht die Tiefe, sondern das Stillwasser sein. Charakteristisch sind dabei die ja bekanntlich dort so zahlreichen Hexaktinelliden, ferner die mit ihren Stielen tief im Schlamm eingegrabenen Pentacriniden, von denen D. eine herrliche Kollektion erbeutete und zerbrechliche Gorgoniden. Ferner dünnschalige Muscheln und Brachiopoden, Echinothuriden, Pourtalesien und die seltsame *Macrocheira Kämpfferi*, die D. lebend beobachten konnte und die bei der geringsten Bewegung des Wassers hilflos ist. Andere langbeinige Krabben des Stillwassers mögen ihre merkwürdige Form dem Schutz vor dem Einsinken in den Schlamm verdanken, was auch für Stachelbildungen anderer Formen zutreffen kann. Schwebend im Stillwasser finden sich viele Formen, die durch samtschwarze und dunkelpurpurne Färbung ausgezeichnet sind, die absonderliche *Rhinochimaera*, die uralte *Chlamydoselache*, die abenteuerliche *Mitsukurina*.

Weitere Betrachtungen beziehen sich auf die Dunkelheit in der Tiefsee. An einer Krabbe *Cyclodorippe uncifera* lässt sich demonstrieren, wie sich die Augen mit der Tiefe des Wassers verändern. Sie tritt in zwei Standortsvariationen auf, als Lichtform mit wohlentwickelten, als Dunkelform mit rudimentären Augen. Bei den Embryonen der blinden Muttertiere sind also die Augen noch wohlentwickelt. Angeschlossen werden hier die Riesenformen der Tiefsee, von denen manche seltene Vertreter erbeutet wurden, wie die Riesenassel *Bathynomus* und Betrachtungen über die vielfache Altertümlichkeit der Tiefseefauna, die vielleicht noch aus dem Mesozoicum stammt, wenn auch ihre Besiedelung noch nicht recht verständlich ist. D. hält sie für Stillwasserformen, für die es seit jener Zeit keine Veränderung ihres Lebensraumes gab.

Außer den vorstehend angedeuteten ausführlichen Abschnitten enthält D.'s Buch aber noch zahlreiche kleinere biologische Notizen, so dass auch der Fachmann das Buch nicht nur mit Genuss, sondern sicherlich auch mit Nutzen lesen wird. **R. Goldschmidt (München).**

Eine Zoologische Festschrift.

The Mark Anniversary Volume. To Edward Laurens Mark, Hersey Professor of Anatomy and Director of the Zoological Laboratory at Harvard University in Celebration of Twenty-five Years of Successful Work for the Advancement of Zoology, from his former Students. New-York, Henry Holt & Co., 4° XIII, 513 pp., Portr., 36 pls.

Es scheint das traurige Schicksal aller Festschriften zu sein, dass die darin enthaltenen Abhandlungen nie wirklich international bekannt und zugänglich werden. Es ist dieser Umstand um so bedauernswerter, da es auf der Hand liegt, dass die in einer Festschrift zur Veröffentlichung gelangenden Untersuchungen in der

Regel zu den bedeutendsten Publikationen gehören. Will doch ein jeder Forscher zu Ehren einer ihm nahestehenden Persönlichkeit oder zur Huldigung eines von ihm besonders verehrten Jubilars nach Möglichkeit einen wirklich würdigen Beitrag liefern. Für die deutsche Wissenschaft ist es ein wahres Glück, dass derartige Gelegenheitspublikationen größeren Stils außerhalb des deutschen Sprachgebietes doch im ganzen relativ selten geblieben sind.

In letzter Zeit ist nun in Amerika eine für die Biologie ganz bedeutende Festschrift anlässlich der 25jährigen Feier der Ernennung von Mark zum Professor der Zoologie an der Harvard University erschienen. Wer mit den neueren Fortschritten der biologischen Wissenschaften in Amerika vertraut ist, wird ohne weiteres die Bedeutung der Mark'schen Schule zu würdigen verstehen. Ist es doch diesem Schüler Leuckart's vergönnt gewesen, in Amerika eine Rolle zu spielen, die unwillkürlich an die Erfolge jenes Altmeisters erinnern muss. Von vornherein ließ sich also voraussetzen, dass die vorliegende Festschrift Untersuchungen bringen werde, die zu den besten von der neuen Welt zu erwartenden gehören.

Durch die Tätigkeit des Referenten als Leiter des Concilium Bibliographicum erhält er gewöhnlich einen Einblick in die Verbreitung, welche ein gegebenes Werk erlangt. Nun ist es ihm aufgefallen, dass zwei Jahre nach Erscheinen dieser Publikation ihr das gewöhnliche Schicksal der Festschriften nicht erspart geblieben ist. Es ist ihm bisher kein einziges Referat darüber in deutscher Sprache, auch kein zusammenhängender Bericht über den Inhalt zu Augen gekommen. Aus diesem Grund scheint ein kurzer Hinweis an dieser Stelle angebracht.

Es ist leider unmöglich, im Rahmen einer kurzen Besprechung die Ergebnisse der einzelnen Untersuchungen hervorzuheben. Ich muss mich auf eine klassifizierte Aufzählung der Aufsätze und eine ganz summarische Charakteristik derselben beschränken.

Wie nicht anders zu erwarten war, ist die vergleichend-physiologische Richtung ziemlich stark in dieser Sammlung vertreten. Yerkes, Licht- und Wärmereaktionen bei *Daphnia pulex*, hebt hervor, dass der Phototropismus nur wenig durch die Wärme beeinflusst wird und betont die Unterschiede zwischen der Licht- und der Wärmereaktion dieser Krebse. Parker, Phototropismus von *Vanessa antiopa* Linn., bringt den Beweis, dass diese Reaktion durch die Augen vermittelt wird. Die Tiere sind bei mäßiger Lichtstärke positivphototropisch, zeigen sich hingegen bei intensiver Beleuchtung fast indifferent. Lee, Implantation des Eies bei *Spermophilus tridecemlineatus*, beschreibt die bei der Fixation sich abspielenden Vorgänge bis zur Anlage der Placenta. Bancroft, Ästivation von *Botrylloides gascoi* Della Valle hat die Sommerdegeneration der Kolonie beobachtet. Aus den überlebenden Sprossen entstehen neue Einzeltiere durch eine Regeneration der Kolonie, die der bei Tunikaten wohlbekannten Hibernation ähnlich verläuft. Bei diesem Vorgang wurde ein interessanter Fall von Saisondimorphismus beobachtet.

Die ökologische Richtung ist durch zwei Abhandlungen ver-

treten. Linville, Naturgeschichte einiger tubikolen Anneliden, studiert vor allem den Röhrenbau. Reighard, Naturgesch. von *Amia calva* Linn., bringt viele Einzelheiten über die Biologie, namentlich über die Fortpflanzung dieser morphologisch wichtigen Gattung.

Variation und Vererbung. C. B. Davenport's Vergleich einiger Pekten der Ost- und Westküste der Vereinigten Staaten bringt die Variabilität mit der geologischen Geschichte in Verbindung. G. C. Davenport: Variation in der Anzahl der Streifen bei Sagartia; sie wird zum Teil durch Längsteilung erklärt. Castle und Allen: Das Mendel'sche Gesetz und die Vererbung des Albinismus.

Promorphologie. Jennings: Die Asymmetrie bei gewissen niederen Organismen und ihre biologische Bedeutung. Bei Infusorien und Rotatorien hängt der eigentümliche Körperbau mit der Art der Fortbewegung zusammen. Namentlich findet die spirale Bewegung ihren Ausdruck in der Körpersymmetrie.

Embryologie. Eigenmann: Die Entwickelung des Auges beim blinden Fisch, *Amblyopsis*, vom ersten Auftreten bis zur Rückbildung in hohem Alter. Ward: Über die Entwickelung von *Dermatobia hominis*. Gerould: Studien über die Embryologie der Sipunculiden. Lee: Die bereits erwähnte Abhandlung über die Fixation des Eies bei *Spermophilus*.

Cytologisches. Floyd: Beitrag zur nervösen Cytologie von *Periplaneta orientalis*.

Vergleichende Anatomie. Locy: Ein neuer Kopfnerv bei Selachiern. Derselbe gehört zum Olfactoriussystem. Neal: Die Entwickelung der ventralen Spinalnerven bei Selachiern. Sargent: Der Torus longitudinalis des Teleostiergehirns, seine Ontogenie. Morphologie, Phylogenie und Funktion. Hyde: Die Nervenverteilung im Auge von *Pecten irradians*. Ritter: Der Bau und die Beziehungen von *Herdmania clavifrons*, dem Typus einer neuen Gattung und einer neuen Ascidienfamilie von der Küste Kaliforniens. Strong: Die „metallic“ (schimmernden) Farben der Federn des Halses bei der Haustaube. Dieselben werden als Interferenzfarben gedeutet.

Paläontologie. Eastman: Über die Natur des *Edestus* und verwandter Formen.

Systematisches. Goto: Die kraspedote Meduse *Olindias* und einige ihrer natürlichen Verwandten. Zwei neue japanische Arten mit Beziehungen zu den Süßwassermedusen werden beschrieben. Pratt: Beschreibung von vier neuen Distomen. Kofoid: Über den Bau von *Protophyra ovicola*, eine Wimperinfusorie aus dem Brutsack von *Littorina rudis* Don. Johnson: Süßwassernereiden von der pazifischen Küste und von Hawai, mit Bemerkungen über Süßwasserpolychäten im allgemeinen. **Herbert Haviland Field.**

Archiv für Hydrobiologie und Planktonkunde.

(Neue Folge der Forschungsberichte a. d. biol. Station zu Plön. Herausgegeben von Dr. Otto Zacharias. Bd. II, Heft 2, 3 u. 4. Stuttgart, E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, 1906 u. 1907.)

Auf die in den vorliegenden zwei Heften enthaltenen Aufsätze will ich nur ganz kurz eintreten. Das 2. Heft wird eröffnet durch eine

größere zusammenfassende Arbeit von Prof. Dr. C. B. Klunzinger (Stuttgart): „Ergebnisse der neueren Bodenseeforschungen." Der Verfasser bietet uns darin eine sehr vollständige, aber konzentrierte Zusammenfassung der bisherigen Resultate, welche die Untersuchung der abiologischen Verhältnisse des schwäbischen Meeres durch die große Reihe der Bodenseeforscher gezeitigt hat, gewissermaßen als Grundlage für eine Darstellung der biologischen Verhältnisse, die er für später verspricht. Hoffentlich lässt die Erfüllung dieses Versprechens nicht zu lange auf sich warten. — Über die folgende Arbeit von Dr. Max Samter (Berlin): „Das Messen toter und lebender Fische für systematische und biologische Untersuchungen", ist an anderer Stelle dieses Blattes schon berichtet worden. Ins Reich der direkten Beobachtung des Lebens führt ein Aufsatz aus dem zoologischen Institut der Universität Basel von Paul Steinmann: „Geographisches und Biologisches von Gebirgsbachplanarien". Mir scheint besonders wertvoll zu sein die sehr einleuchtende Erklärung der getrennten Verbreitungsbezirke von *Planaria alpina*, *Polycelis cornuta* und *Planaria gonocephala*. Die Untersuchungen erstrecken sich auf Jura, Schwarzwald, Alpen und Karst. — Material für Planktongeographie und Formenmannigfaltigkeit einiger Planktonten gibt Fritz Krause (Popelau): „Planktonproben aus ost- und westpreußischen Seen." — Dass das plötzliche massenhafte Auftreten des *Mesostomum ehrenbergi* im Zusammenhang steht mit der raschen Erzeugung von Subitaneiern in mehreren aufeinanderfolgenden Generationen, weist Dr. Emil Sekera (Tábor-Böhmen) in einem kurzen Aufsatz zahlenmäßig nach: „Über die Fortpflanzungsfähigkeit der Art *Mesostomum ehrenbergi* in Zahlen." — Dr. Otto Zacharias selbst steuert einige Beobachtungen bei: „Über die mikroskopische Fauna und Flora eines im Freien stehenden Taufbecken." — Den Schluss bildet der Abdruck des Preisausschreibens des Internationalen Fischereikongresses, 1908 in Washingten, sowie eine Bitte des Zoologischen Museums der Moskauer Universität um Mithilfe bei der Wiederergänzung der durch den Brand des Aquariums zerstörten Bibliothek der ichthyologischen Abteilung.

Im 3. Heft ergreift zunächst der Herausgeber das Wort im Interesse einer besseren Berücksichtigung der Hydrobiologie und Planktonkunde durch Staat und Schule: „Über die eventuelle Nützlichkeit der Begründung eines staatlichen Instituts für Hydrobiologie und Planktonkunde; nebst Vorschlägen zur Erzielung besserer Vorbedingungen für die Hebung des biologischen Unterrichts an unseren höheren Lehranstalten." Hoffen wir, dass seine Anregungen in maßgebenden und interessierten Kreisen bald gewürdigt werden. — Ein neuer, jedenfalls recht praktischer Planktonseiher „Ethmophor", namentlich bestimmt für das Fischen von Plankton vom schnellfahrenden Schiffe aus, wird ebenfalls von Zacharias beschrieben. — „Herr Prof. C. Weigelt (Berlin) entsprach einem ausdrücklichen Ersuchen des Herausgebers, indem er einen Aufsatz „Beiträge zur chemischen Selbstgesundung der Gewässer" — wesentlich eigene Studien umfassend — zur Publikation einsandte. Es

schien an der Zeit zu sein, auch einmal einen Chemiker hinsichtlich des Themas der Wasserverunreinigung und betreffs deren Gefahren für das Leben der fluviatilen Fauna und Flora das Wort nehmen zu lassen". Und in der Tat, der Herausgeber hat damit einen guten Griff getan. — Es folgen dann 4 kleinere Originalaufsätze und ein größeres Autorreferat; ich muss mich dafür auf die Anführungen der Titel beschränken: Prof. Dr. Emil Sekera (Tábor-Böhmen): „Zur Biologie einiger Wiesentümpel"; Dr. B. Schorler (Dresden): „Mitteilung über das Plankton der Elbe bei Dresden im Sommer 1904"; Dr. Otto Zacharias: „Planktonalgen als Molluskennahrung"; Derselbe: „Notiz über *Cryptomonas Nordstedtii* (Hansg.) Lem." und Alexander Nathanson: „Über die Bedeutung vertikaler Wasserbewegung für die Produktion des Planktons im Meere" (Autorreferat). — „Zur hydrobiologischen Literatur" betitelt sich eine Zusammenstellung der Publikationen einiger Autoren, nämlich: a) Publikationen von E. Penard (Genf) aus den Jahren 1888—1906, mit einem Verzeichnis der neu beschriebenen Organismen; b) Publikationen von Dr. Otto Zacharias (Plön); c) Publikationen von E. Lemmermann (Bremen). Gewiss wird mancher dem Herausgeber für den Abdruck dieser Verzeichnisse dankbar sein, und seine Bitte an in- und ausländische Autoren, durch gelegentliche Einreichung ähnlicher Verzeichnisse ihrer Publikationen die Fortsetzung zu ermöglichen, lebhaft unterstützen. Eine fortlaufende Rubrik „Neue Literatur" bleibt aber neben dieser Literaturecke doch noch ein dringendes Postulat. — Eine kurze „Notiz über *Tetramastix opoliensis*" von Zacharias und eine kurze Besprechung von W. et G. S. West: „A Monograph of the British *Desmidiaceae* Vol. I und II, London 1904—05". schließen dieses 3. Heft.

Im 4. Heft behandelt Lemmermann (Bremen) in einer größeren Arbeit „Das Plankton der Weser bei Bremen", nach allen Richtungen: der Wechsel in der Zusammensetzung des Planktons im Lauf eines Jahres, die Quantitätsschwankungen, die Wirkungen von Ebbe und Flut. Reichhaltige Tabellenbeilagen verleihen der Arbeit ganz besonderen Wert für vergleichende Studien. — Daran schließt sich eine monographische Arbeit von G. Huber (Zürich): „Der Kalterersee (Südtirol)", als Ergebnis 6monatlicher, eingehende Beobachtungen. — Dass nun auch Niederösterreich im Besitz einer großartig angelegten und sehr leistungsfähigen biologischen Süßwasserstation ist, muss jeden Hydrobiologen mit Freude erfüllen; und wenn er den ausführlichen Bericht von V. Brehm (Ellbogen) über „Die biologische Süßwasserstation zu Lunz-Seehof" liest, so wird er zur Überzeugung kommen, dass wir von daher reiche Aufklärung erwarten dürfen über manches noch dunkle Problem. — Für vergleichende Studien ist es oft notwendig, lebendes Material auf weite Distanzen zu transportieren, um Tiere und Pflanzen nach großen Exkursionen zu Hause weiter beobachten zu können. Welche große Bedeutung dafür Schlammkulturen haben, weist in einem auch sonst an interessanten Ergebnissen reichen Aufsatz Paul Kammerer (Wien) nach: „Über Schlammkulturen". Kleinere Aufsätze haben beigesteuert:

A. J. Siltala (Helsingfors): „Zusätze zu meinem Aufsatz über den Laich der Trichopteren"; E. Lemmermann: „Das Plankton des Jang-tse-kiang (China)." Die Abteilung „Literatur" ist diesmal nur vertreten durch ein Autoreferat über: Schorler, Thallwitz und Schiller: Pflanzen- und Tierwelt des Moritzburger Großteiches bei Dresden. Leider haben die im 3. Heft vielversprechend begonnenen Zusammenstellungen der Publikationen bekannter Hydrobiologen diesmal noch keine Fortsetzung gefunden, und eine fortlaufende Orientierung über „neueste Literatur" vermissen wir immer noch.

Referent möchte an dieser Stelle den Wunsch äußern, dem Herausgeber des Archivs durch prompte Mitteilung ihrer Publikationen, sowie durch Einsendung kurzer Autoreferate die Schaffung dieser Rubrik zu erleichtern.

St. Gallen, Juli 1907. **Prof. Dr. P. Vogler.**

Otto Zacharias: Das Plankton als Gegenstand naturkundlicher Unterweisung in der Schule.

Ein Beitrag zur Methodik des biologischen Unterrichts und zu seiner Vertiefung (Leipzig, Thomas 1907).

Als der Verfasser der vorliegenden umfangreichen Arbeit vor mehr als $1^1/_2$ Jahren an den Referenten, der im glücklichen Fall ist, Naturgeschichtsunterricht an oberen und obersten Gymnasialklassen zu erteilen, die Frage stellte, was er von der Möglichkeit der Verwertung des Planktons im naturkundlichen Unterricht auf der Mittelschulstufe halte, antwortete er zustimmend in einem längeren Schreiben, das in dieser Arbeit neben anderen „Gutachten" ebenfalls abgedruckt ist. Seither habe ich meine Versuche, das Plankton im Unterricht zu verwenden, weitergeführt und zwar meist mit erfreulichem Erfolg. Als mir die Möglichkeit gegeben war, mit einer Schulklasse eine Exkursion zu einem der großen Weiher in unserer Umgebung oder noch besser hinunter an den Bodensee zu machen und den Fang mit Hilfe eines kleinen Mikroskops an Ort und Stelle zu demonstrieren, zeigten die Schüler sehr großes Interesse für diese kleine Lebewelt und ihre Formenpracht. Da solche Exkursionen nicht häufig unternommen werden können, müssen im Unterricht manchmal konservierte Planktonproben verwendet werden, was aber ebenfalls mit gutem Erfolg geschieht. So hat mich die Erfahrung im praktischen Unterricht dazu geführt, dem Plankton jedes Jahr ein paar Stunden einzuräumen, um im weiteren Verlauf wieder darauf zurückgreifen zu können, nicht nur im systematischen Unterricht, sondern vor allem auch bei der Behandlung allgemein biologischer und physiologischer Fragen.

Zacharias' Arbeit erschien 1906 zum ersten Male im Archiv für Hydrobiologie und Planktonkunde. Was heute vorliegt, ist ein erweiterter Abdruck jenes Aufsatzes, und es gelten die Aussetzungen, die ich damals an dieser Stelle machte, auch heute noch.

Zu den prinzipiellen, theoretischen Anschauungen, die der Verfasser da und dort im Buche zerstreut ausspricht, brauche ich nicht Stellung zu nehmen, da sie, so weit sie wirklich den Natur-

kundeunterricht betreffen, heute als selbstverständlich bezeichnet werden müssen. Dass der Unterricht von der Anschauung ausgehen, dass das systematische Moment hinter dem biologischen zurücktreten müsse; dass allgemeine Beziehungen der Lebewesen untereinander wahrzunehmen und nachzuweisen seien etc. --, dürfte der jüngeren Generation der wirklich biologisch geschulten Lehrer so ziemlich in Fleisch und Blut übergegangen sein. Den andern freilich darf es immer wieder gesagt werden; und deshalb möchte ich Ausführungen dieser Art in Zacharias' Buch nicht zum Überflüssigen rechnen.

Ebensowenig möchte ich es Zacharias zum Vorwurf gereichen lassen, wenn er den Wert des Planktons für einen modernen biologischen Unterricht gar zu hoch anschlägt; das wird jeder begeisterte Spezialist mit seinem Spezialfach zu tun geneigt sein. Die Praxis wird schon dafür sorgen, dass der Lehrer die „Planktonstudien in der Schule“ nicht übertreibt. Anschauungsunterricht mit dem Mikroskop treiben, hat auch seine Haken.

So seien also die Naturgeschichtslehrer aller Schulstufen auf das vorliegende Buch aufmerksam gemacht, das Studium derselben wird nicht verlorene Zeit sein.

St. Gallen, Juli 1907. **Dr. P. Vogler.**

O. Zacharias: „Das Süfswasserplankton.“

(Aus „Natur und Geisterwelt“, Leipzig, Verlag von B. G. Teubner, 1907.)

Wenn auch das vorliegende Büchlein dem Charakter der Sammlung dieser wissenschaftlich-gemeinverständlichen Darstellungen entsprechend, nicht darauf Anspruch macht, neue wissenschaftliche Ergebnisse dem Fachmann zu übermitteln, sondern mehr nur eine Orientierung des gebildeten Laien über ein großes wissenschaftliches Gebiet bezweckt, so verdient es doch, auch an dieser Stelle kurz angezeigt zu werden. Vielleicht greift auch der eine oder andere Biologe, dem das Plankton sonst fern liegt, dazu, um mühelos sich ein übersichtliches Bild über das vom Herausgeber seit Jahren bearbeitete Gebiet zu erhalten. Vor allem wird aber der Lehrer für Naturgeschichte an Gymnasien oder anderen Mittelschulen für seine Unterrichtstätigkeit manches verwertbare finden. Vom Inhalt mögen einige Kapitelüberschriften ein paar Hauptpunkte verraten: Begriff und Gegenstand der Hydrobiologie, vom Plankton im allgemeinen, und wie man es fängt, resp. konserviert; die Planktonischen Crustaceen; die Rädertiere des Planktons etc.; Tiere und Pflanzen des Planktons in ihren gegenseitigen Beziehungen; u s.w.

Das ganze ist leicht lesbar und fließend geschrieben; die Abbildungen im allgemeinen, wenn auch einfach, doch deutlich und klar, so dass wirklich auch der Laie in der Hydrobiologie überall mit Leichtigkeit den Ausführungen des Verfassers folgen kann.

St. Gallen, Juli 1907. **Dr. P. Vogler.**

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der kgl. bayer. Hof- u. Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**
Professor der Botanik Professor der Zoologie
in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

**Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.**

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

XXVII. Bd. 15. November 1907. № 23.

Zur Regeneration der Algen.

Von **S. Prowazek**.

(Aus dem Institut für Schiffs- und Tropenkrankheiten. Direktor: Medizinalrat Prof. Dr. Nocht.)

(Mit 10 Textabbildungen und 1 Schema.)

Im Laufe der letzten 6 Jahre beschäftigte ich mich wiederholt mit dem Studium der Regenerationserscheinungen der Algen; in den folgenden Zeilen sollen nun die wichtigsten Ergebnisse, die in dieser Richtung gewonnen worden sind, mitgeteilt werden. Die Beobachtungen sind an folgenden Algen angestellt worden: *Spirogyra weberi* Kg., *Mougeotia genuflexa* Ag., *Ulva lactuca* (Triest), *Cladophora* (aus Triest), *Bryopsis plumosa* (Triest), *Vaucheria sessilis*, *Valonia* (Rovigno) und *Ectocarpus* (Triest). — Die Erscheinungen, die bei der Regeneration der Algen unser Interesse beanspruchen, lassen sich im allgemeinen in folgender Weise zusammenfassen: I. Erscheinungen, die während und unmittelbar nach der Verwundung auftreten (Reiz- und Verwundungserscheinungen). II. Regenerations- und Reparationserscheinungen im engeren Sinne des Wortes, und III. Regenerationsphänomene, die das ursprüngliche Maß der Formenbildung überschreiten (überschreitende Regeneration).

I. Reiz- und Verwundungsphänomene.

Die *Spirogyra*-Fäden erweisen sich eigentlichen Zellverwundungen gegenüber als ziemlich empfindlich; ihr Protoplasma zerfließt sehr

leicht, das Chlorophyllband zerfällt, ohne dass es in den meisten Fällen zu den sonst für viele Algen typischen Protoplasmaballungen käme, die den Gesetzen der freien Flüssigkeiten folgen. Bei der *Ulva lactuca* wandert das Plasma samt dem Chromatophor der nächstgelegenen Zellen nach einiger Zeit gegen die Verwundungsstelle und der Kern beteiligt sich gleichfalls an dieser Bewegung (Fig. 1). Auch die zweite, ja manchmal vierte Zellreihe unter der Verwundungsstelle trägt dieses eigenartige Reizphänomen zur Schau, allerdings in einer etwas abgeschwächten Weise. Nestler (Sitzber. Akad. Wiss. Wien, Bd. CVII, 1898) konnte bei phanerogamen Pflanzen ähnliche Bewegungen beobachten und bestimmte die Abnahme der Reizwirkung auf eine Entfernung von 0,5—0,7 mm. Die Ortsveränderungen im Cytoplasma, die als Aufstauungen derselben im eigentlichen Sinne des Wortes aufzufassen sind, sind nicht allein durch Turgoränderungen zu erklären, sondern sind auf den Wundreiz zurückzuführen. Dass Plasmaströmungen durch Wundreiz ausgelöst werden, ist seit den Untersuchungen von Frank (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. VIII, 1872), Hanstein (Einige Züge z. Biol. d. Protoplasmas, Bonn 1880), Kretschmar (ebenda 1904) und Velten (Bot. Ztg. 1872) bekannt. Bei der *Ulva lactuca* hält die oben geschilderte Erscheinung längere Zeit an. Vor dem Eintreten der eigentlichen Regeneration, zu der nichts weiter zu bemerken ist, treten in der äußersten Zellreihe, die knapp an der Verwundungsstelle liegt und selbst unversehrt ist, um die Amylumherde zahlreiche Stärkekörner (Jodreaktion) (Fig. 1) auf, während die nächste Zellreihe fast aller Einschlüsse entbehrt. Die Annahme, dass die zweite Zellreihe ihre Reservestoffe an die erste abgegeben hatte, dürfte in diesem Falle nicht unberechtigt sein. — Bei der *Cladophora* tritt nach der Verwundung das Protoplasma bruchsackartig aus, nimmt aber bald die Gestalt der freien Flüssigkeiten — die Tropfenform — an. Dabei kombinieren sich oft rein physikalische Gesetze mit biologischen Erscheinungen; so „sucht“ mitunter der austretende Tropfen die ganze Protoplasmamasse an sich zu ziehen und sich zu einem großen Tropfenballen umzuformen, an diesem Bestreben hindern ihn aber die basalen Zellverbindungen und es kommen so allerhand Kompromissbildungen zustande (Fig. 8).

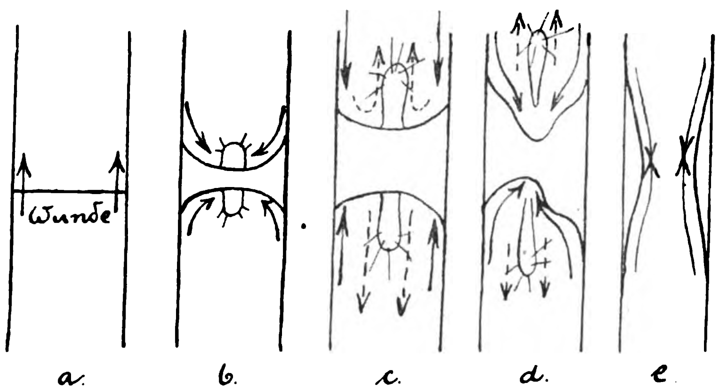
Fig. 1.



Sehr interessant gestalten sich die Verwundungserscheinungen bei der *Bryopsis*, die bereits von einer ganzen Reihe von Autoren (Küster, Noll u. a.) auf ihre Regeneration hin untersucht worden

ist. Wird ein Zellfaden dieser empfindlichen Alge mit einer Nadel gequetscht, ohne dass die Zellmembran einreisst, so zieht sich zunächst das Cytoplasma kappenartig von der Verwundungsstelle zurück und die Chromatophoren sammeln sich besonders terminal knopfartig innerhalb dieser Kappe an. Durch Strömungen neuer Massen vergrößert sich dieser Plasmaknopf zusehends; durch innere Verschiebungen werden in der Richtung nach dem Zellsaftlumen hin, von dem terminalen Ende des Knopfes gleichsam Cytoplasmafäden ausgesponnen und die Massen des Protoplasmapropfes geraten in eine innere Strömung, die von der Verwundstelle weggerichtet ist. Alsbald setzt aber in der Außenzone des Cytoplasmazylinders eine der eben geschilderten Bewegung gerade entgegengesetzte Strömung ein, durch die die Cytoplasmakappe wiederum amoebenartig vorzurücken beginnt und tatsächlich nach ungefähr

Fig. 2.



10 Minuten mit der Kappe der Gegenseite verschmilzt. Es ging also von dem Plasmapropf der Verwundungskappe fontaineartig ein Strom in das Innere der Zelle und peripher setzte wiederum eine Bewegung gegen die Wundstelle ein.

Die geschilderten Strömungen werden durch das beistehende Schema Fig. 2 veranschaulicht.

Auch diese Bewegungen sind als Reizbewegungen aufzufassen — sie können durch neue Wundreize unterbrochen werden und setzen oft nach 10 Minuten wieder in der alten Weise ein. Zerreisst ein *Bryopsis*-Stämmchen, so erstarrt an der Verwundungsstelle das Protoplasma zu einem Propf, eine Erscheinung, die bereits Küster (Ber. d. Deutschen bot. Gesellsch. 1899, Bd. XVII) beschrieben hatte; dabei kommt es manchmal zur Bildung von kleinen Kristallen. Im Anschluss an die Verwundung des Stämmchens können aber noch andere Prozesse sich abspielen. Einige Protoplasmateile treten aus und ballen sich tropfenförmig zusammen,

an anderen kann man wiederum die Struktur der Bütschli'schen Schäume sehr gut verfolgen. Beim Zurückziehen der Protoplasten nach der Verwundung werden zuweilen ganze Systeme von Fäden terminal ausgesponnen, die unter günstigen Bedingungen 10 Minuten nach der Verwundung bis gegen 40 leichte Schwingungen in der Minute ausführen. Einzelne dieser Fäden tordieren infolge analoger Ausbreitungsströmungen, die sich an der Peripherie des Zellfadens abspielen, wie die langen Pseudopodien von *Amoeba radiosa* oder wie eine Flagellatengeißel beim Absterben des Protisten.

Auf stärkere Reize, wie Erschütterungen oder vielfachen, ausgebreiteten Druck zerfällt manchesmal das Cytoplasma in dem *Bryopsis*-Zellfaden in mehrere Tropfen, in denen oft große Vakuolen auftreten, gleichzeitig bildet sich an der Peripherie eine Niederschlagsmembran aus, von der sich der Protoplast, abermals unter Fadenbildungen und Fadenausspinnungen zurückziehen kann, um wieder eine neue derartige Membran zu bilden. Die meisten derartigen Ballen gehen früher oder später zugrunde, selbst wenn sie Zellkerne besessen haben; in diesem Falle scheint das Cytoplasma in irgendeinem Missverhältnis zu der Menge der Kernsubstanz gewesen zu sein (R. Hertwig). Analoge Erscheinungen wurden bei *Cladophora*, *Vaucheria* und *Mougeotia* beobachtet. Bei der letzten Alge lebte ein Plasmastück mit 2 Pyrenoiden, einem Chloroplastfragment und einem Zellkern 48 Std. und ging dann erst zugrunde. Zur Beurteilung der Lebenstätigkeit der Algenteile diente Pfeffer's Bakterienmethode. Kernlose Algenfragmente bildeten höchstens nur Niederschlagsmembranen, keine Zellmembranen im eigentlichen Sinne des Wortes aus. Nach Klebs bilden kernlose Plasmateile von *Spirogyra* und *Zygnema* in Rohrzuckerlösungen zwar Stärke in ihren Chromatophoren, aber restituieren nicht mehr die Zellmembranen.

II. Reparations- und Regenerationserscheinungen.

Sowohl bei der *Spirogyra* als auch bei der *Mougeotia*, deren Zellfäden durch Druck teilweise zersprengt worden sind, wurden die nackten Endteile des Protoplasten mit Niederschlagsmembranen versehen, die sich in der Folgezeit zur richtigen Zellmembran umgebildet hatten. Bei *Spirogyra weberi* wurden auch Regenerationsversuche auf den verschiedenen Stadien der Zygosporenbildung angestellt — die Protoplasten sind jedoch vor der Kopulation derart empfindlich, dass sie sehr leicht zerfließen. Doch konnte festgestellt werden, dass die Bildung der bekannten Kopulationsbrücke, die zuerst als ein kleiner Höcker angelegt wird, nicht sofort durch den mechanischen Reiz in allen Fällen unterbrochen wird, sondern dass der morphogene Prozess eine Zeitlang weiterläuft, wenn er auch nicht zu Ende geführt wird. Abgesprengte kernlose Teile der Zygote

lebten manchmal bis zu 2 Tagen, dann zerfielen sie. Frische, noch nicht mit einer gelben Membran ausgestattete Zygoten konnten sogar durch Elimination ihrer Substanz zu einem weiteren, allerdings verlangsamten Wachstum veranlasst werden.

Bei der *Cladophora* geht die Regeneration an den nur teilweise aus der Zellmembran herausgetretenen Plasmatropfen in der Weise vor sich, dass sich der Cytoplasmateil mit einer neuen, durchgehenden Membran ausstattet, so dass er in der alten Zellmembran wie in einer Schutzscheide stecken bleibt

Fig. 3.

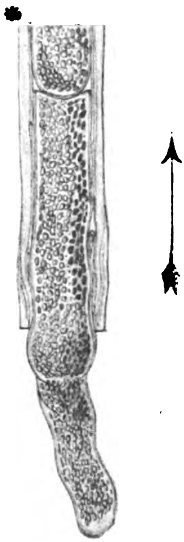


Fig. 4.

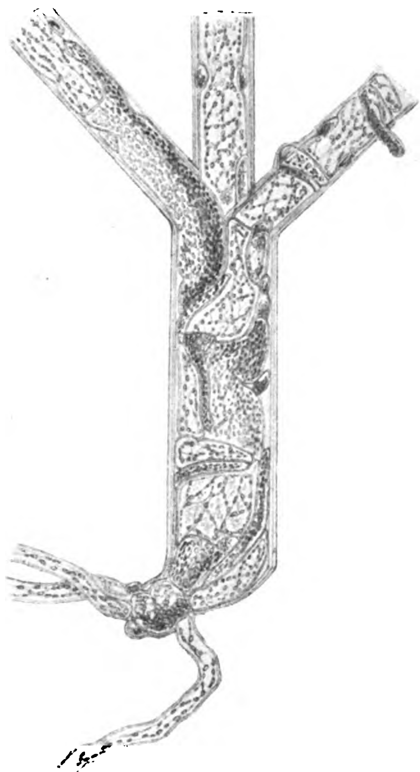
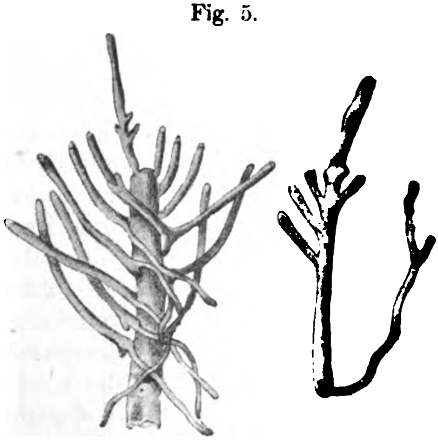


Fig. 5.



(Fig. 3). Die Cytoplasmen der dicken Stengel und Stammfäden dieser Alge regenerieren meist geschlängelte dünnwandigere rhizoidartige Fäden (Fig. 4), die jüngeren Äste aber Astfäden und dieses in allen Fällen, mögen sie auch in umgekehrt orientierter Weise zur Regeneration gezwungen worden sein. Auf mechanischen Druck zerfällt in alten, cytoplasmareichen Zellfäden der vielkernige Protoplast in zahlreiche Portionen, die sich zu eigentlichen Zellen umbilden und gelegentlich zu neuen Individuen auswachsen, ein Beweis, dass die

vielkernigen Zellen eigentlich Symplaste sind, die wieder in einzelne Zellterritorien zerfallen können. Fig. 4.

Bei der *Bryopsis* wird in unmittelbarer Nachbarschaft der Niederschlagsmembranen bei der Regeneration das Cytoplasma lichtbrechender, wasserärmer, und führt zahlreiche Mikrogranula, die gleichsam in Zonen angeordnet sind. An der Regenerationsstelle treten kleine Vakuolen auf; auch färben sich hier feine Granulationen mit Neutralrot. Wie beim *Paramaecium* dürften sie besondere Ferment„träger" darstellen.

Alte *Bryopsis*-Stämmchen verschließen in vielen Fällen nur die Wundstelle, während die Seitenfiederchen längst des alten, leeren Stammfadens rhizoidartige Äste treiben, die die Alge wiederum auf irgendeiner Unterlage befestigen (Fig. 5). Über weitere Beobachtungen, die sich auf die Transplantationsmöglichkeit und Regeneration dieser Alge beziehen, wurde bereits in diesem Centralblatt Bd. XXI, 1901 berichtet, es sei hier auf das Mitgeteilte verwiesen.

Von besonderer Bedeutung für die Auffassung der Regeneration sowie des Lebensgeschehens überhaupt scheint die Regeneration der Protoplasmaballen der *Mougeotia*, *Valonia*, *Vaucheria* und *Bryopsis* zu sein (Fig. 6 9). Beim Austritt dieser Cytoplasmamassen wurden alle eventuellen beständigeren Intimstrukturen zerstört, die Chloroplasten und Kerne durcheinandergewirbelt, der nakte Plasmaballen folgte den Gesetzen der freien Flüssigkeiten und formte sich zu einem zunächst nakten Protoplasmatropfen um.

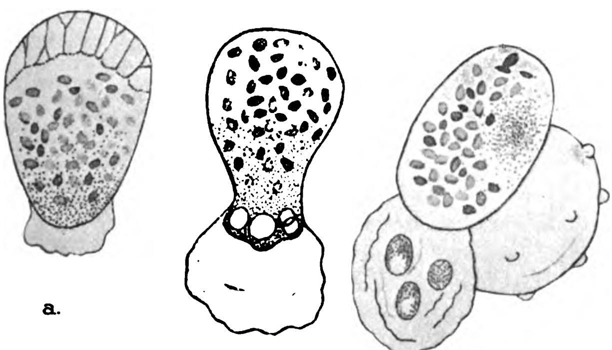
Bei *Vaucheria*, deren Regenerationsphänomene bereits Hanstein (Biologie des Protoplasmas 1880) untersucht hatte, finden sogar nach der Abrundung des Protoplasten an der Oberfläche verschiedene Strömungen statt, die durch mit Neutralrot sich färbende Granulationen verdeutlicht werden; durch lokale Oberflächenänderungen strömen die Inhaltsgebilde auf einen Punkt zusammen, gleichzeitig wird auf einer anderen Stelle die Oberflächenspannung vermindert. Auf diese Weise müssen später auf der ersten Stelle wiederum Ausbreitungsphänomene platzgreifen, die eine Verschiebung der Verdichtungszentren zur Folge haben. Derart vollziehen sich an der Oberfläche des Cytoplasmatropfens wogende, regelmäßige periodische Strömungen, die nicht an einen bestimmten Ort gebunden sind, ein Umstand, der für die Betrachtung der später einsetzenden morphogenen Prozesse von Wichtigkeit ist (vgl. Zeitschr. f. angew. Mikroskopie und klinische Chemie Bd. X, 1904).

Wie die freien Protoplasten der Protozoen (*Pelomyxa*, Myxomyceten, *Glaucoma* etc.) umgeben sich die Protoplasten der erwähnten Algen mit einer Niederschlagsmembran, die im Sinne von

Ramsden als „Haptogenmembran" aufzufassen ist, und beim Verschmelzen der spezifischen Protoplasmen der *Bryopsis* verschwindet, dagegen Transplantationen fremder *Bryopsis*- oder *Valonia*-Protoplasmen hinderlich ist. Diese Niederschlagsmembranen können eine ziemliche Festigkeit erreichen, so dass sie bei *Vaucheria*-Cytoplasmatropfen auf mechanische Reize hin platzen, worauf der Protoplast aus ihnen wie aus einem Gehäuse herausschlüpft und mit einer neuen Membran sich umgibt. Diese Art der Reparation der Niederschlagsmembran ist der Reparation der sogen. Dotterhaut entkernter, befruchteter Seeigelfragmente analog (Fig. 6 a, b, c).

Bis jetzt gehorchten die Fragmente den physikalischen Gesetzen der Flüssigkeiten. Es waren keine festen, beständigen, etwa als Träger anders gearteter Formenprinzipien deutbaren Intimstrukturen nachweisbar.

Fig. 6.



a. b. c.

Protoplasten, die Kerne enthielten, schritten sodann zur Regeneration. Kernlose Teile regenerierten nicht nach Analogie von *Stentor*-Fragmenten, die Protistenzellen entstammten, welche wiederholt zur Regeneration gezwungen waren und nun ohne einen morphologisch differenzierten Kernteil regenerierten (Archiv für Protistenkunde Bd. 3). Es regenerierten aber auch nicht alle kernhaltigen Algenfragmente, sondern anscheinend nur solche, bei denen die Kernmasse zum Protoplasma in einem bestimmten, lebensfähigen Verhältnis stand.

Die Regeneration geht nun in der Weise von statten, dass an einer beliebigen, durch die früher erwähnten Strömungen in keiner Weise bestimmten Stelle (*Vaucheria*) des Protoplasmatropfens ein Höcker entsteht, der zu einem für die betreffende Alge typischen Algenfaden auswächst. Bei der *Cladophora* ist dieser Teil sogar durch einen engen Halsteil von dem primären Regenerationshöcker getrennt (Fig. 8). Diese Art der Regeneration vollzieht sich bei *Vaucheria* und *Cladophora* leicht, schwieriger bei

Bryopsis, bei *Mougeotia* bleibt sie bereits in den ersten Anfängen stecken. Größere Protoplasmateile der *Vaucheria* regenerierten derart bereits nach 6 Tagen und zwar interessanterweise ganz nach Art der abgeschnürten Conidien (Fig. 7). Manchmal regenerieren bei der *Vaucheria* die uhrglasförmig vorgewölbten Verwundungsstellen größerer, dickerer Stämmchen einseitig mit einem dunkleren, mit Neutralrot intensiver färbbaren Fortsatz, der zu einem schwächeren Stämmchen auswächst (vgl. Naturwiss. Wochenschr. 1903, Nr. 17, p. 200).

Wir sehen also hier, dass ein besonderes Geschehen der Morphe die physikalischen Gesetze überschreitet und funktionell einerseits von einer bestimmten Größe des Protoplasten, sowie von

Fig. 7.



Fig. 8.

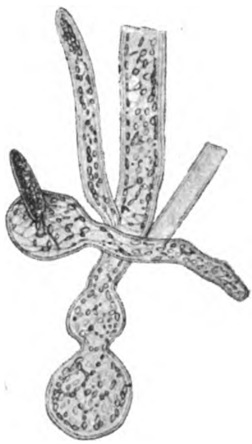
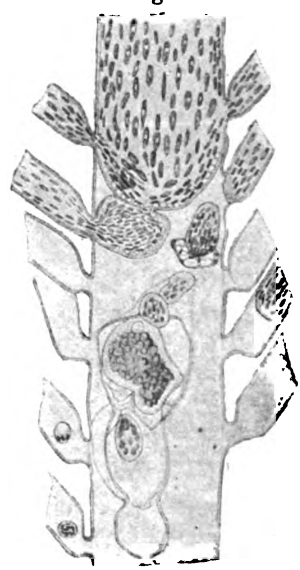


Fig. 9.



einer Relation zwischen Kernmasse und Protoplasma, andererseits aber von einer nicht näher analysierbaren, elementaren, für jede Alge spezifischen Artkonstante der Formbildung abhängig ist. Die ersten beiden Faktoren sind im physiologischen Sinne analysierbar, die letztere Konstante bringt eine spezifische formale Sondergesetzlichkeit zum Ausdruck.

Bei *Cladophora*, *Bryopsis* und *Vaucheria* leisten Raumelemente der Symplasten trotz untypischer, variabler Ortsveränderungen eine typische konstante Morphe, die von „festen“, bestimmten Strukturen des Cytoplasmas unabhängig ist. Die *Vaucheria*-Fragmente verhielten sich in einem gewissen Sinne Seeigeleiern analog, die der Leibeshöhlenflüssigkeit von *Spirographis* Sp. ausgesetzt, nach zwei Stunden im reinen Seewasser allerhand amoeboide Bewegungen ausführten, befruchtet jedoch in vielen Fällen normale *Blastulae* lieferten, ebenso wie durch Objektträgerdruck deformierte

und hin und hergerollte Eier (Zeitschrift f. allgem. Physiologie, II. Bd., 1902).

Noll[1]) (Biolog. Centralbl. XXIII, 1903) verlegte bei den Siphoneen besonders bei *Bryopsis* die Gestaltungsprozesse der Morphe in die Hautschichte des Cytoplasmas, weil nach seinen Beobachtungen das sogen. embryonale Protoplasma in beständigen Strömungen begriffen ist und so für spezifische Gestaltungen keine Grundlage abgeben kann. Behandelt man *Bryopsis*-Stämmchen aber mit dünnen Neutralrotlösungen, so werden nach einiger Zeit in den äußersten Cytoplasmalagen feinste Kristalltrichiten des Farbstoffes niedergeschlagen, die durch ihre Verlagerungen jedoch auch hier Strömungen anzeigen. Noll nahm an, dass die Hautschichte, in der er allerdings auch keine repräsentativen Strukturen nachzuweisen in der Lage war, ruhe, und stattete sie mit einem besonderen Vermögen auf Zellreize in bestimmter, gerade passender Weise durch Gestaltungen zu antworten, aus.

Dieses Vermögen, die Zellform gleichsam zu empfinden und auf Körperreize in zweckmäßiger Weise zu antworten, nannte Noll Morphästesie, die Driesch im selben Bande des Biologischen Centralblattes im Sinne seiner Theorie der Autonomie der Lebensvorgänge umgedeutet hatte. —

Auf Grund der Beobachtungen an *Vaucheria* und *Bryopsis* müssen wir das Suchen nach besonderen, die Gestaltungsprinzipien bergenden und zur richtigen Zeit auslösenden, repräsentativen Strukturen aufgeben — die Protoplasmatropfen verhalten sich ja wie freie Flüssigkeiten — und müssen eine besondere, von den Ortsspezies des Raumes unabhängige Spezifität der Morphe annehmen, die zu jenen physikalisch analysierbaren Prozessen während der Regeneration des Cytoplasmas hinzutritt und eine besondere neue Analysationsgröße der Tatsachenmannigfaltigkeit darstellt. Daneben ist die Gestaltung noch von zwei physiologisch analysierbaren Größen abhängig und zwar von einer bestimmten Größe des Protoplasten, sowie von einer besonderen Relation zwischen Kern und Cytoplasmasubstanz desselben.

Es scheint aber nicht angängig zu sein, die geschilderten Vorgänge etwa mit einem „Empfindungsvermögen der Zellage“ analysieren zu wollen, da „Empfindungen“ ein für allemal Analysationsgrößen einer noch höheren Stufe der Tatsachenmannigfaltigkeit — des Psychischen — sind und auf diese Weise die Probleme nicht geklärt, sondern nur verwirrt und verschleiert werden.

---

1) Diese wichtige Schrift ist mir leider derzeit unzugänglich und ich zitiere aus dem Gedächtnis.

III. Überschreitende Regeneration.

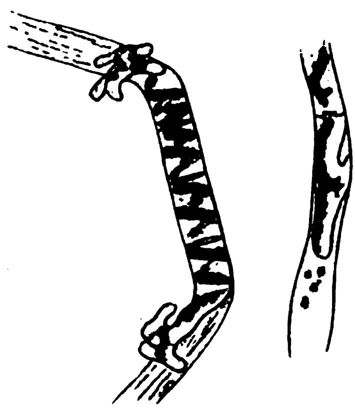
Hier können wir uns kürzer fassen, da diese Regeneration, welche Formen, die ursprünglich „nicht vorgesehen waren", schafft, nur in einigen Fällen beobachtet worden ist.

Bei *Ectocarpus* gingen bei manchen Individuen die der Schnittfläche zunächst liegenden Zellen zugrunde; die nächst tiefere Zelle produzierte aber zwei Zellen, von denen die eine einen meist in normaler Weise weiter wachsenden Zellfaden regenerierte, während die andere Zelle zu einem mehr rhizoidartigen Zellgebilde ausgewachsen ist (Fig. 10). In einem anderen Falle regenerierten lange Zeit in einem kleinen Glasgefäß kultivierte *Spirogyra*-Fäden (*Sp. weberi*) entweder an dem einen oder an beiden Enden verschieden gestaltete geweihartige rhizoidförmige Zellauswüchse (Fig. 11). Die Algenfäden regenerierten im ausgehöhlten, mit einem Deckglas bedeckten Objektträger und wurden längere Zeit täglich beobachtet, so dass irgendwelche Verwechslungen absolut ausgeschlossen waren. Die Zellen antworteten hier auf die Verwundung mit einem sonst nicht auslösbaren Geschehen der Morphe. --

Fig. 10.



Fig. 11.



Schließlich sei hier noch einer Regenerationserscheinung der *Mougeotia* gedacht, die vom physiologischen Interesse sein dürfte. Während der Regeneration teilte sich eine Zelle der genannten Alge, doch wurde keine durchgehende Zellmembran ausgebildet. Nach 24 Stunden verschmolzen die Tochterzellen wieder miteinander, worauf die Zellmembran der Mutterzelle in der Folgezeit eine derartige Verdickung erfahren hatte, dass sie doppelt so stark war, wie die Zellmembran der nächst benachbarten Zelle. Der Prozess der Membranbildung war bereits eingeleitet und führte, da er durch die Reversibilität der Zellteilung nicht unterbrochen worden ist, zu der erwähnten Membranverdickung. Nach früheren Beobachtungen ist der Vorgang der Kern- und Zellteilung reversibel, aus der vorliegenden Beobachtung scheint diese These für die Ablagerung der membranbildenden Stoffe nicht zu gelten. Dasselbe scheint auch

für die Ausbildung der Geißeln, Cilien und sogen. Schwanzfäden der Spermien zu gelten — man kennt wenigstens ungeteilte Spermien mit 2 Schwanzfäden (*Helix*) und Polytomazellen mit 4 Geißeln.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. Ein verwundeter *Ulva*-Teil. Einseitige Lagerung der Protoplasten und Kerne. In der ersten Zellreihe zahlreiche Stärkekörner.

Fig. 2. Schema der Strömungen in einer verwundeten *Bryopsis*-Zelle.

Fig. 3. *Cladophora*. Regeneration eines Rhizoids.

Fig. 4. Der vielkernige Protoplast der *Cladophora* zerfällt in zahlreiche Portionen, die zum Teil für sich allein regenerieren.

Fig. 5. Regeneration eines alten *Bryopsis*-Stämmchens und eines jüngeren Zellfadens.

Fig. 6. Ein *Vaucheria*-Protoplasmaballen, der auf wiederholte Reize aus der bereits gebildeten Niederschlagsmembran herausschlüpft und drei neue „Membranen" bildet.

Fig. 7. Regeneration eines *Vaucheria*-Protoplastballens.

Fig. 8. Regeneration eines *Cladophora*-Fadens und eines *Cladophora*-Protoplastballens, der an dem Protoplasma des Zellfadens haften geblieben ist.

Fig. 9. In einem *Bryopsis*-Stämmchen zerfiel das Protoplasma, bildete nach dem zweiten Tag richtige Zellmembranen aus, von denen es sich später zurückgezogen hatte und in typischer Weise regenerierte.

Fig. 10. Hyperregeneration von *Ectocarpus*.

Fig. 11. Hyperregeneration von *Spirogyra weberi* (alte Kultur).

Beiträge zur Biologie der Pflanzenläuse, Aphididae Passerini.

Die zyklische Fortpflanzung der Pflanzenläuse.

II. Die Migrationen der Pflanzenläuse, ihre Ursachen und ihre Entstehung[1]).

Von A. Mordwilko,
Privatdozent a. d. Universität St. Petersburg.

1. Die Migrationen der Pflanzenläuse.

Alle Pflanzenläuse lassen sich ihrer Lebensweise nach unabhängig von ihrer systematischen Stellung in zwei große Gruppen einteilen.

Die einen Arten dieser Insekten machen den gesamten Generationszyklus (von dem befruchteten Ei angefangen bis wiederum zum befruchteten Ei) auf ein und denselben Pflanzenarten durch, und wenn diese Nährpflanzen verschiedenen Arten angehören, so werden die Pflanzenläuse auf einer jeden derselben die ganze Zeit über mehr oder weniger unter den gleichen Bedingungen leben, d. h. auf einem jeden solchen Gewächs können im Herbst befruchtete Eier abgelegt werden und sich im Frühjahr Fundatrices entwickeln u. s. w. Natürlich können die geflügelten partheno-

1) Vgl. Biol. Centralbl. Bd. XXVII 1907, pp. 631—663.

genetischen Weibchen der Pflanzenläuse von irgendeinem Gewächs auf ein anderes hinüberfliegen, z. B. von einem Apfelbaum auf einen anderen, und in Fällen von Polyphagie ebensogut auf ein Gewächs der gleichen Art, wie auch auf solche anderer Arten. Derartige Wanderungen werden meist dadurch hervorgerufen, dass die Ernährungsbedingungen auf einem bestimmten Gewächs oder auf einem Teil desselben sich aus irgendeinem Grunde verschlimmert haben, so z. B. dass die Pflanzenläuse sich an dem betreffenden Orte stark vermehrt haben oder dass das Gewächs infolge irgend welcher Umstände zu welken begonnen hat u. d. m.

In diese Kategorie gehören die meisten Arten von Pflanzenläusen, und zwar aus verschiedenen Gattungen und Gruppen, welche sowohl auf Holzgewächsen wie auch auf krautartigen Gewächsen wohnen, oder aber, wenn auch seltener, auf diesen wie auf jenen gleichzeitig. Hierher gehören z. B. folgende Arten: die Eichenblattlaus *Phylloxera quercus* Boyer de Fonsc. (= *coccinea* Kalt.); *Pemphigus spirothecae* Pass., welcher spiralförmige Gallen auf den Blattstielen von *Populus nigra* und *pyramidalis* hervorbringt; *Schizoneura passerini* Sign., welche auf der Rinde des Stammes und der Zweige der gleichen Pappelarten saugt; verschiedene Nadelholz-*Lachnus*-Arten; verschiedene Callipterinae; *Aphis mali* Fabr., welche auf den Spitzen der jungen Triebe und unter den Blättern der Apfelbäume (*Pirus malus*, besonders an jungen Bäumen), der Quitte (*P. cydonia*) und des Weißdorns (*Crataegus oxyacantha*) saugt; *Aphis brassicae* L. — auf verschiedenen Cruciferen: Kohlarten, Rettichen, Senf (*Sinapis arvensis*); *Siphonophora rosae* L. — auf jungen Trieben oder an den Triebspitzen und unter den Blättern von *Rosa centifolia*, *canina*, ferner an den Stengeln von *Dipsacus*; *Siphonophora ulmariae* Schr. (= *pisi* Kalt.) — an einigen krautartigen Gewächsen und an Gebüschen, wie *Lathyrus*, *Medicago falcata*, *Pisum sativum*, *Ervum*, *Spiraea ulmaria*, *Ononis*, *Colutea* u. a. m.; *Siphonophora millefolii* Fabr. — an den oberen Teilen von *Achillea millefolium* und viele andere Arten von Pflanzenläusen.

Bei solchen nicht migrierenden Pflanzenläusen lassen sich folgende Formen von Individuen unterscheiden: a) ungeflügelte Fundatrices (mit etwas schwächer entwickelten Beinen, Fühlern, Augen und Röhrchen, wenn solche bei der betreffenden Art überhaupt vorhanden sind)[2]; b) ungeflügelte parthenogenetische Weibchen der nachfolgenden Generationen, unter denen bei einigen Arten noch eine mehr oder weniger (durch geringere

2) Bei *Drepanosiphum platanoides* Schr. und vielleicht auch bei anderen Arten dieser Gattung, sind die Fundatrices geflügelt, obgleich sie sich einigermaßen (durch die Zeichnung des Hinterleibs) von den geflügelten Weibchen der nachfolgenden Sommergenerationen unterscheiden und mit den parthenogenetischen Herbstweibchen übereinstimmen.

Dimensionen und andere Färbung) ausgezeichnete Sommerform zur Ausbildung gelangt, so z. B. bei *Phyllaphis fagi* L., *Rhopalosiphum berberidis* Kalt., *Chaitophorus lyropictus* u. a. m.; c) geflügelte parthenogenetische Weibchen und endlich geschlechtliche Individuen (Sexuales), d. h. u. d) geschlechtliche Weibchen und Männchen. Bei einigen Arten (*Aphis mali*, *Chaitophorus populi*, *Cladobius popleus*) gibt es sowohl geflügelte als auch ungeflügelte Männchen. Die geschlechtlichen Weibchen sind stets flügellos und unterscheiden sich sogar in der Unterfamilie der *Aphidinae*, wo sie mit Rüsseln versehen sind, saugen und oft eine recht beträchtliche Größe erreichen, auf den ersten Blick von den ungeflügelten parthenogenetischen Weibchen, vor allem durch die verdickten Tibien des hinteren Extremitätenpaares. Die befruchteten (und gleichzeitig auch latenten) Eier werden auf holzigen Gewächsen an der Rinde der Stämme und Triebe abgelegt, und zwar häufig in der Nähe von Knospen (*Cladobius mela-noxanthus* Buct., *Aphis saliceti* Kalt., *Callipterus alni* Fabr. u. a. m.), in Einsenkungen und Rissen der Rinde; nur die meisten *Lachnus*-Arten der Nadelhölzer legen ihre Eier auf den Nadeln von Coniferen ab. Auf krautartigen Gewächsen dagegen werden die Eier gewöhnlich an verschiedenen oberirdischen Teilen dieser Gewächse abgelegt, so z. B. die Eier von *Siphonophora ulmariae* — an Blättern und Stengeln von *Lathyrus*, an den Früchten von *Medicago falcata*; die Eier von *Siphonophora millefolii* Fabr. und *absinthii* L. — an den Stengeln und Blättern der entsprechenden Gewächse (*Achillea millefolium* und *Artemisia absinthium*); allein einige Arten legen ihre Eier augenscheinlich an mehr oder weniger bestimmten Teilen der Gewächse ab, so z. B. *Aphis plantaginis* Schr. an der Basis der Stengel von *Achillea millefolium*. Die latenten Eier überwintern für gewöhnlich, aber bei einigen Arten können ausnahmsweise noch im Herbst Fundatrices aus den Eiern schlüpfen, wie z. B. bei *Schizoneura lanigera* Hausm., während bei den *Chermes*-Arten ausnahmslos die Larven der Fundatrices ohne noch eine Häutung durchgemacht zu haben, überwintern.

Bei den anderen Arten der Pflanzenläuse verteilt sich der Zyklus der Generationen in streng regelmäßiger Weise auf Gewächse von zwei Kategorien: die Fundatricesweibchen und eine, zwei oder mehr darauffolgende Generationen entwickeln sich vom Frühjahr ab auf den oberirdischen Teilen von Holzgewächsen, allein späterhin fliegen die hier zur Entwickelung gelangten geflügelten parthenogenetischen Weibchen auf ganz andere, meist krautartige Gewächse über (seltener auf Wurzeln holzartiger Gewächse) und bringen hier eine ganze Reihe von Generationen hervor. An den neuen Wohnorten entwickeln sich schließlich geflügelte Sexuparae (d. h. parthenogenetische Weibchen, welche geschlechtliche Individuen hervor-

bringen), in der Unterfamilie der *Aphidinae* dagegen auch noch geflügelte Männchen; alle diese geflügelten Individuen kehren auf die früheren holzartigen Gewächse zurück, auf welchen die geschlechtlichen Weibchen an verschiedenen Stellen befruchtete Eier ablegen. Letztere überwintern für gewöhnlich und nur bei den *Chermes*-Arten von der Fichte überwintern die noch nicht gehäuteten Larven der Fundatrices.

Es sind dies die migrierenden Pflanzenläuse. Die holzartigen Gewächse, von welchen aus die Pflanzenläuse migrieren, sind von Blochmann als die Hauptnährpflanzen oder ursprünglichen Pflanzen, die Gewächse hingegen, auf welche die Pflanzenläuse herüberwandern, als die Zwischenpflanzen bezeichnet worden[3]).

Aus den befruchteten Eiern entwickeln sich stets ungeflügelte Fundatrices, welche sich von den ungeflügelten Weibchen der nachfolgenden Generationen viel stärker unterscheiden, als bei den nicht migrierenden Arten (und zwar durch plumpere Körpergestalt, schwächere Entwickelung der Beine und Fühler, an welchen meist auch die Gliederzahl geringer ist, z. B. fünf, vier, drei statt sechs, ferner der Augen, auch der Röhrchen, wo solche vorhanden sind, bisweilen auch durch andere Körperfärbung, so bei *Aphis padi* L., *Tetraneura ulmi* De Geer (*T. caerulescens* Pass.) u. a. m.). Bereits von der zweiten oder dritten Generation an treten geflügelte Weibchen auf, und zwar bisweilen neben ungeflügelten, oft aber geflügelte allein. Jedenfalls aber gelangen, wenn auch nicht in der zweiten oder dritten, so doch in der darauffolgenden Generation ausschließlich geflügelte parthenogenetische Weibchen zur Entwickelung. Diese letzteren verlassen, nach Maßgabe ihrer Entwickelung in einer oder mehreren Generationen, die Holzgewächse und fliegen auf ganz andere über, d. h. auf die sogen. Zwischengewächse. In Anbetracht dessen werden die auf den Hauptpflanzen zur Entwickelung gelangenden geflügelten Weibchen als die Emigranten[4]) oder Migranten bezeichnet. Allein bei der Reblaus (*Phylloxera vastatrix* Planchon) migrieren nicht etwa irgend welche geflügelte Weibchen aus den Gallen an den Blättern der Weinreben auf die Wurzeln der gleichen oder anderer Reben, sondern noch nicht gehäutete Larven parthenogenetischer Weibchen, welche

3) Blochmann, F. Über die regelmäßigen Wanderungen der Blattläuse. Biol. Centralbl. Bd. IX, 1889—90, p. 272.

4) J. Lichtenstein, welcher seine Untersuchungen über die Pflanzenläuse mit der Reblaus und den migrierenden Pemphiginen begann, vermutete, dass sich bei den Pflanzenläusen unmittelbar nach den Fundatrices überhaupt geflügelte (und nur bei *Ph. vastatrix* ungeflügelte) Weibchen entwickeln, welche „paraissent destinées à transporter sur d'autres plantes, tantôt semblables à celles où ils ont pris naissance, tantôt d'espèce différente. les germes des phases suivantes", und welche er „les ailés émigrants" benannte (z. B. Considérations nouvelles sur la génération des pucerons. Paris 1878, p. 10).

sich auf den Wurzeln zu der höckerigen ungeflügelten Form entwickeln.

Auf den Zwischengewächsen entwickelt sich eine ganze Reihe parthenogenetischer Generationen, welche sowohl aus ungeflügelten wie auch aus geflügelten Individuen (*Rhopalosiphum ribis* Buct. — *lactucae* Kalt., *Aphis padi* Kalt. — *avenae* F., *A. pyri* Koch — *farfarae* Koch, *A. evonymi* Fabr. — *papaveris* Fabr. — *rumicis* L., *Schizoneura corni* Fabr. — *venusta* Pass. u. a. m.) oder aber nur aus ungeflügelten Individuen bestehen *Phorodon humuli* Schr., *Tetraneura caerulescens* Pass. (Übersiedlerform von *T. ulmi* De Geer) u. a., von der Fichte migrierende *Chermes*-Arten, *Phylloxera vastatrix*). Diejenigen Generationen von Pflanzenläusen, welche sich auf Zwischengewächsen entwickeln, bezeichnete Blochmann als alienicolae, Cholodkovsky dagegen als Übersiedler, Exules. Die ungeflügelten Übersiedlerweibchen unterscheiden sich meist in mehr oder weniger ausgesprochener Weise von den ungeflügelten parthenogenetischen Weibchen der Hauptgewächse (so z. B. bei *Aphis padi*, *Schizoneura corni*, *Phylloxera vastatrix* u. a. m.) und besonders stark von den Fundatrices. Bei den Pemphigiden z. B. unterscheiden sich die Fundatrices von den ungeflügelten Übersiedlern durch ihre Körpergestalt, anderen Bau der Fühler und Augen, häufig auch durch ihre Färbung. Mehr oder weniger unterscheiden sich auch in den Unterfamilien der Phylloxerinae und Pemphiginae, und zwar hier ganz besonders, die geflügelten Übersiedlerweibchen von den Migranten. Schließlich, meist von der zweiten Hälfte des Sommers angefangen und später, entwickeln sich auf den Zwischengewächsen geflügelte Sexuparen, in der Unterfamilie der Aphidinae außerdem auch noch geflügelte Männchen (deren Larven augenscheinlich, sowie auch Larven parthenogenetischer Weibchen durch ungeflügelte parthenogenetische Weibchen hervorgebracht werden), und diese alle fliegen auf die Hauptgewächse zurück. Derartige, auf die Hauptgewächse zurückkehrenden Pflanzenlausindividuen hat Blochmann die Remigrantes genannt. In der Unterfamilie der Aphidinae werden demnach sowohl Sexuparen als auch geflügelte Männchen als Remigranten figurieren. Auf den Hauptgewächsen wird der Generationszyklus zum Abschluss gebracht: die Sexuparae produzieren geschlechtliche Individuen (Sexuales), d. h. Männchen und geschlechtliche Weibchen, welche sich von anderen Formen von Individuen unterscheiden, oder aber, und zwar in der Unterfamilie der Aphidinae, geschlechtliche Weibchen allein. Die befruchteten Weibchen legen an verschiedenen oberirdischen Teilen von Holzgewächsen latente Eier ab, welche meist überwintern, indem nur bei den *Chermes*-Arten der Fichte normalerweise nicht die Eier selbst, sondern die daraus hervorgegangenen Larven der Fundatrices überwintern.

Der hier dargestellte Generationszyklus wird bei einigen Formen dadurch komplizierter gestaltet, dass die Übersiedler sich auf einigen Zwischengewächsen ununterbrochen fortpflanzen können. In solchen Fällen entwickeln sich am Ende des Sommers und im Herbst nicht alle Larven der parthenogenetischen Weibchen (auf Zwischengewächsen) zu Nymphen und geflügelten Sexuparen, sondern nur ein Teil derselben, während der andere Teil entweder unmittelbar zur Überwinterung schreitet, oder aber noch Zeit hat sich zu flügellosen Weibchen zu entwickeln, welche dann ihrerseits eine nunmehr überwinternde Nachkommenschaft hervorbringen. Auf Wurzeln überwintern gewöhnlich Larven und junge Individuen[5]), an den Wurzeln der Weinrebe jedoch — nur die noch ungehäuteten Larven von *Phylloxera vastatrix*[6]). Bei den von der Fichte migrierenden *Chermes*-Arten dienen andere Koniferen als Zwischengewächse: die Lärche, Weißtanne, Arve, wo die noch nicht gehäuteten Larven denn auch überwintern. Für derartige Fälle der Fortpflanzung hat Dreyfus die Bezeichnung „geteilte oder Parallelreihen" von Generationen vorgeschlagen, wobei „schließlich immer wieder die Nachkommen der einen Parallelreihe auch den Entwickelungsgang der anderen Parallelreihe durchmachen"[7]).

Bei den verschiedenen Arten migrierender Pflanzenläuse erfolgt die Migration zu verschiedenen Zeiten: bei den einen schon von Anfang oder Mitte Mai an, indem sie Anfang Juni (a. St.) ihr Ende erreicht, bei anderen dagegen von Mitte oder Ende Juni an und noch später. Zu diesen letzteren Pflanzenläusen gehören die migrierenden Pemphiginenarten der Ulmen (*Ulmus campestris* und *U. effusa*), der Pappeln (*Populus nigra*, *P. pyramidalis*). Bei den *Pemphigus*-Arten der Pistacien (*Pistacia terebinthus* und *P. lentiscus*) erfolgt die Migration von August bis Ende Oktober (im südlichen Europa), bei den *Chermes*-Arten der Fichte (*Picea excelsa*) von Ende Juni bis Mitte Juli (*Chermes strobilobius, coccineus, sibiricus, viridis*). In denjenigen Fällen, wo die Migration am Ende des Frühjahrs oder am Anfang des Sommers erfolgt, können sich auf den Zwischengewächsen bis zum Ende ihrer Vegetationsperiode mehrere Generationen entwickeln und die Rückwanderung auf die Hauptgewächse kann dann schon von Ende Juli desselben Jahres an, seltener noch früher erfolgen, wobei die Zwischengewächse oft einjährig sind. In denjenigen Fällen aber, wo die Migration von Mitte Juni (a. St.) an und

5) Bei der nicht migrierenden Wurzellausgattung *Trama* überwintern zum Teil auch erwachsene Individuen.

6) Für die Reblaus dient die gleiche Weinrebe auch als Hauptgewächs, aber nur deren oberirdische Teile, und zwar die Blätter, auf welchen die Blattreblaus kleine sackförmige Gallen hervorbringt. Auf europäischen Rebsorten gelangen die Gallengenerationen fast gar nicht zur Entwicklung.

7) Über Phylloxerinen. Wiesbaden 1889, p. 85.

noch später unternommen wird, können meist nur perennierende oder wenigstens verhältnismäßig spät vegetierenden Pflanzen als Zwischengewächse dienen, da sich selbst in solchen Fällen bis zum Ende der Vegetationsperiode dieser Gewächse nur wenige Generationen entwickeln können; bei sehr spät erfolgender Migration werden auch die von den Emigranten abstammenden Larven vielleicht nicht Zeit haben ihre Reife zu erlangen, von einjährigen, früh absterbenden Gewächsen schon gar nicht zu reden. In den Fällen verhältnismäßig sehr später Migration wird man schwer eine Rückwanderung auf die Hauptgewächse noch in demselben Jahr erwarten können, und die Pflanzenläuse werden in solchen Fällen offenbar genötigt sein, auf den Zwischengewächsen zu überwintern. In solchen Fällen wird denn auch vorzugsweise eine Spaltung der Reihen von Generationen stattfinden, indem die Übersiedler sich ununterbrochen auf den Zwischengewächsen fortpflanzen können und die Überwinterung der Pflanzenläuse überhaupt nur auf perennierenden Zwischengewächsen erfolgen kann. In solchen Fällen aber, wo die Übersiedler auf Zwischengewächsen überwintern, kann die Rückwanderung entweder ebenso erfolgen, wie bei der Nichtüberwinterung auf Zwischenpflanzen, d. h. von der zweiten Hälfte des Sommers an und später, wie dies für die meisten migrierenden Pflanzenlausarten konstatiert wurde, oder aber gegen Ende des Frühjahrs (*Chermes*-Arten, *Pemphigus*-Arten der Pistazien). Es ist jedoch sehr wohl möglich, dass wenigstens in gewissen Fällen die Rückwanderung sowohl zu dieser wie auch zu jener Zeit erfolgt, allein bis jetzt sind gerade in dieser Hinsicht noch keine Beobachtungen angestellt worden.

Die Feststellung der Tatsache einer Migration der Pflanzenläuse hat natürlich ihre Geschichte.

Schon Ch. Bonnet war dem Gedanken an eine Übersiedelung der Pflanzenläuse von den einen Gewächsen auf andere zum Teil nahe gekommen. Indem dieser Forscher im Jahre 1742 vom 6. Mai an Pflanzenläuse des Spindelbaums (*Aphis evonymi* Fab. = *papaveris* Fab. = *rumicis* L.) in bestimmter Weise erzog, konnte er diese Erziehung nur bis zu den ersten Tagen des Juli fortsetzen, indem das Weibchen der 6. Generation, welches am 4. Juni geboren wurde, infolge Nahrungsmangel nicht bis zur Erreichung des vollkommenen Zustandes erzogen werden konnte, da die Blätter des Spindelbaums zu dieser Zeit nicht mehr zur Ernährung ausreichten. Andererseits erkannte Bonnet die Ähnlichkeit zwischen der Spindelbaumlaus und derjenigen des Wegerichs (*A. plantaginis* Schr.), welche seinen Beobachtungen nach Ende Juli auf dieser Pflanze auftritt, und bis zur Mitte September auf derselben verbleibt. Angesichts der Ähnlichkeit beider Pflanzenlausarten, war Bonnet geneigt, dieselben als zu einer Art gehörig zu betrachten,

wobei er annahm, dass diese Pflanzenläuse, nachdem sie den Mai und Juni auf dem Spindelbaum verbracht haben, sich sodann auf den Wegerich begeben. Um diese Voraussetzung zu prüfen, beabsichtigte Bonnet sogar eine Überführung der Pflanzenläuse von dem Spindelbaum auf den Wegerich vorzunehmen. Allein die Rückversetzung der Läuse am Ende des Septembers vom Wegerich auf den Spindelbaum ergab keine günstigen Resultate[8]), indem diese Pflanzenläuse in Wirklichkeit verschiedenen Arten angehören.

Auch De Geer hatte es mit migrierenden Pflanzenläusen zu tun, und zwar mit solchen Arten, welche verschiedene Gallen, Verkrümmungen und ein Aufwickeln von Blättern der Ulme, Pappel und anderer Bäume hervorrufen. Nach seinen Beobachtungen legen die Weibchen, welche derartige Gallen, sowie Wickel an den Blättern hervorrufen, eine zahlreiche Nachkommenschaft in dieselben ab, aus der fast ausschließlich geflügelte Weibchen hervorgehen. Allein diese letzteren verlassen sämtlich die Gallen und fliegen davon. Ihr weiteres Schicksal hat De Geer nicht verfolgt, sondern einfach angenommen, dass diese geflügelten viviparen Weibchen nur auf andere Teile ihrer ursprünglichen Nährpflanze hinüberfliegen und dort ihre Jungen zur Welt bringen[9]). Von Gleichen beobachtete *Tetraneura ulmi* De Geer acht Jahre hintereinander, konnte aber die Frage nicht entscheiden, wo die Larven der Fundatrices im Frühjahr herkommen[10]).

Die Migration von Pflanzenläusen von einer Pflanzenart auf eine andere wurde um die Mitte des vorigen Jahrhunderts erstmals durch die Beobachtungen von Fr. Walker[11]) und Koch[12]) an *Phorodon humuli* Schr. konstatiert. Es stellte sich heraus, dass diese Pflanzenlaus bereits in der zweiten Generation (geflügelte Weibchen) von der Unterseite der Blätter der Schlehe und seltener des Pflaumenbaums (*Prunus spinosa* und *Pr. domestica*) auf die Blätter des Hopfens (*Humulus lupulus*) herüberwandern, und dass die hier nach einigen Generationen schließlich zur Entwickelung gelangenden geflügelten Weibchenremigranten auf *Prunus* zurückkehren, wo denn auch der Generationszyklus mit den Sexuales und den überwinternden Eiern seinen Abschluss erreicht. Allein Walker hat auch von dem einfachen Herüberfliegen geflügelter Pflanzen-

---

8) Bonnet, Ch. Oeuvres d'Histoire naturelle et de Philosophie. T. 1. Traité d'Insectologie. Neuchâtel 1779. 1ère partie Observ. V, Observ. VI, pp. 60—61, 63.

9) De Geer. Abhandlung zur Geschichte der Insekten. Bd. III, Übersetz. Nürnberg 1780, pp. 16—17.

10) Von Gleichen. Versuch einer Geschichte der Blattläuse des Ulmenbaums. Nürnberg 1770.

11) Walker, Fr. Remarks on the migrations of Aphides. Ann. of nat. hist. 2 ser. Vol. 1, 1848, pp. 372—373. — Über das Wandern der Blattläuse. Fror. Notizen, 3. Reihe, Bd. VII, Nr. 144, 1848, pp. 182—183.

12) Koch. Die Pflanzenläuse. Nürnberg 1857, p. 115.

läuse, z. B. von *Siphonophora granaria* auf andere Gräser der gleichen oder nahestehender Arten als von einer Migration gesprochen.

In den Jahren 1869—1872 stellte Derbés die Tatsache einer Migration der Pemphiginen, welche in Südfrankreich Gallen auf den Pistazienbäumen (*Pistacia terebinthus* und *P. lentiscus*) hervorbringen, sowie die Rückkehr der geflügelten Sexuparae auf die gleichen Gewächse im Frühjahr fest, allein es gelang ihm nicht, die Zwischenpflanze für diese *Pemphigus*-Arten zu finden [13]). Erst später, als der Generationszyklus der Reben-*Phylloxera* bereits mehr oder weniger bekannt geworden war, wurden von Lichtenstein[14]) und Courchet[15]) die Zwischengewächse auch für einige Pemphiginen der Pistazien mitgeteilt (*Aploneura lentisci*, *Pemphigus semilunaris*, *P. follicularis*), wobei sich herausstellte, dass diese Zwischengewächse Wurzeln von Gramineen waren.

Einen wirksamen Anstoss zum Studium der Migration bei den Pflanzenläusen ergab die Feststellung der zyklischen Fortpflanzung bei der Reblaus, welche im Jahre 1868 von Planchon[16]) im Süden Frankreichs an den Wurzeln der Weinrebe entdeckt wurde. Einen ganz besonders günstigen Einfluss auf das Studium der Migrationen hatte J. Lichtenstein, und zwar vielleicht nicht so sehr durch seine eigenen Untersuchungen, wie durch die Popularisierung des Gedankens an eine Migration bei den Pflanzenläusen, die er in verschiedenen Zeitschriften unternahm [17]).

13) Derbés, Alph. Observations sur les Aphidiens, qui font les galles des Pistachiers. Ann. d. sc. natur. V. Sér., Zoologie, t XI, 1869. — Note sur les Aphidiens du Pistachier terebinthe, t. XV, 1872, Art. 8 — Troisième note etc. VI Série, Zool. 1881, Art. 5.

14) Lichtenstein, J. Migration des Pucerons des galles du lentisque aux racines des graminées. Compt. rend t. 87, 1878, pp. 782—783. — Über die Biologie von *Aploneura lentisci*. Verhandl. k. k. zool.-bot Ges. XXXVIII. Bd. Wien 1879. Sitz.-Ber. pp. 52—53.

15) Courchet, L. Notes sur les Aphides du Térébinthe et du Lentisque. Revue Sc. Nat. Montpellier, t. 8, Nr. 1, pp. 1-14. — Étude sur les Galles, causées par des Aphidiens. Mém. de la Sect. de l'Acad. d. Sciences et Lettres de Montpellier, t. 10, 1880.

16) Compt. rend. Paris, t. 67, 1868, p. 333, pp. 388ff.

17) J. Lichtenstein glaubte, dass eine Migration bei allen Pflanzenläusen stattfinde, dass auf die Fundatricesweibchen, welche die „première phase, les Fondateurs (Fundatora)" darstellen, geflügelte, bei der Reblaus dagegen ungeflügelte Individuen folgen, welche „paraissent destinés à transporter sur d'autres plantes, tantôt semblables à celles où ils ont pris naissance, tantôt d'espèce différente, les germes des phases suivantes". Die geflügelten Weibchen bilden, nach Lichtenstein, die „deuxième phase, les Émigrants (Migrantia)". Auf den neuen Gewächsen entwickelt sich eine ganze Reihe von Generationen der dritten Phase, „les Bourgeonnants (Gemmantia)", zu deren Beschluss geflügelte Weibchen einer neuen „quatrième phase, les Pupifères (Pupifera)" zur Entwickelung gelangen, welche auf die ursprünglichen Gewächse zurückkehren, und hier die geschlechtlichen Individuen

Gegenwärtig ist bereits die Lebensgeschichte vieler migrierender Pflanzenlausarten untersucht worden, allein für viele andere Arten konnten auch jetzt die Zwischengewächse noch nicht entdeckt oder festgestellt werden.

Unterfamilie Phylloxerinae Dreyfus (Gattungen: *Chermes* L., *Phylloxera* Boyer de Fonsc.). In Europa wurde die aus Amerika dahin verschleppte Reblaus erstmals (1868) auf den Wurzeln der Weinrebe entdeckt und von Planchon „Rhizaphis (Puceron de racines) vastatrix (devastatrice)“ benannt; in Amerika war bereits im Jahre 1854 die Blattgallen erzeugende Form der Reblaus durch Asa Fitch unter dem Namen *Pimphigus vitifoliae* beschrieben worden. Im Jahre 1870 beobachteten Planchon und Lichtenstein[18]) die Verwandlung der glatten Blattgallen erzeugenden Form in die höckerige Wurzellaus bei der Übersiedelung ihrer noch nicht gehäuteten Larven auf die Wurzeln des Weinstocks, und stellten damit fest, dass beide etwas voneinander verschiedene Formen — die Blattform und die Wurzelform — ein und derselben Art angehören, welche Planchon schon früher, als er Nymphen und geflügelte Individuen auf den Wurzeln des Weinstocks entdeckte, der Gattung *Phylloxera* Boyer de F.[19]) zugezählt hatte.

Allein die vollständige Entwickelungsgeschichte dieser *Phylloxera*-Art ist erst allmählich aufgeklärt worden. Auf den Blättern von amerikanischen Rebsorten entwickeln sich im Laufe des Sommers mehrere Generationen ungeflügelter glatter Weibchen, durch welche die Bildung der Gallen hervorgerufen wird. Die aus den in die Galle abgelegten Eiern hervorgehenden Larven verlassen die Gallen, suchen neue, vorzugsweise frische junge Blätter auf, erzeugen auf diesen durch ihr Saugen neue Gallen u. s. w. Andererseits pflanzt sich auf den Wurzeln der Rebe eine ebenfalls ungeflügelte, jedoch höckerige Form fort, welche bedeutend weniger fruchtbar ist. Im Herbst 1868 beobachtete Planchon auf den Wurzeln des Weinstocks neben ungeflügelten Individuen auch noch Nymphen und geflügelte Weibchen der Reblaus, allein er hatte damals ihr ferneres Schicksal noch nicht verfolgen können; selbst im Jahre 1870 vermuteten Planchon und Lichtenstein noch, dass sich diese geflügelten Weibchen auf die Zweige oder Blätter der Weinrebe setzen und hier ihre Eier ablegen, aus denen nunmehr die Fundatrices hervorgehen, welche die Gallen auf den Blättern erzeugen.

---

hervorbringen (vgl. z. B.: Considérations nouvelles sur la génération des pucerons. Paris 1878; Histoire du Phylloxera 1878). Eine derartige Entwickelung machen nach Lichtenstein die Eichen-*Phylloxera* (Notes pour servir à l'histoire des Insectes du genre Phylloxera. Annal. Soc. Entom. Belge, t. XIX, 1876) und die Pflanzenläuse der Ulme und der Pistazie (*P. terebinthus*) durch.

18) Compt. rend. t. 71, 1870, pp. 298—300.

19) Compt. rend. t. 67, pp. 588—594.

Erst im September 1875 gelang es Boiteau, das Schicksal der geflügelten, auf den Wurzeln des Weinstocks auftretenden geflügelten Reblausweibchen genau festzustellen. Dabei stellte es sich heraus, dass diese Weibchen ihre Eier bald unter den Blättern der Weinrebe, bald an deren Zweigen und Stämmen ablegen[20]). Hierauf stellte Balbiani in demselben Jahre fest, dass sich aus den von den geflügelten Weibchen abgelegten Eiern rüssellose geschlechtliche Individuen entwickeln, und dass die geschlechtlichen Weibchen nach der Paarung unter die sich an Zweigen und Stämmen ablösenden Rindenschuppen je ein Ei ablegen[21]). Im April entwickeln sich aus den überwinterten Eiern Larven, welche rasch auf der Rinde der Weinstöcke herumlaufen (Balbiani[22]), Boiteau)[23]). Boiteau stellte deren Anwesenheit am Ende des Aprils auf der Unterseite junger Rebenblätter fest, ebenso auf Knospen. Viele dieser Larven versuchten Gallen zu erzeugen, allein erfolglos, und nur auf wenigen Blättern gelang es einem oder zweien dieser Insekten, einige Gallen hervorzubringen, in welchen sie heranwuchsen und sich häuteten. Allein ein derartiges Bild wurde nur an europäischen Rebsorten beobachtet, während auf den amerikanischen Sorten die Gallen rasch zur Bildung gelangten und zwar in beträchtlicher Anzahl[24]). Auf amerikanischen Reben erreichen die Fundatrices ihre Entwickelung in den Gallen überhaupt einige Tage früher, wobei sie sich gleichzeitig durch größere Reproduktionsfähigkeit auszeichnen, als die Fundatrices der Gallen auf europäischen Rebsorten (so zählte z. B. Boiteau in den Gallen auf der Rebsorte *Taylor* über 800 junge Tierchen und Eier, in den Gallen französischer Rebsorten dagegen — nur gegen 200)[25]). Ebenso beobachtete Boiteau in den Gallen amerikanischer Reben das Ausschlüpfen der ersten jungen Insekten der 2. Generation bereits am 29. Mai, in den Gallen der französischen Reben dagegen erst am 2. Juni. Die aus den Gallen herausgekommenen jungen Insekten („Larven") begaben sich auf die jungen, noch frischen Blättchen, d. h. in der Richtung nach der Spitze der Triebe zu, wo sie sich dann festsetzten[26]). Auf Grund der in ein und demselben Jahre angestellten Versuche von Lichtenstein[27]) und Boiteau[28]) kann man eine künstliche Übersiedelung bereits der 2. Generation, d. h. der aus von den Fundatrices abgelegten Eiern hervorgegangenen Larven, auf die

20) Compt. rend. t. 81, 1875, p. 581.
21) Ibid. pp. 581—588.
22) Ibid. t. 82, 1876, pp. 333—334.
23) Ibid. pp. 984—986.
24) Ibid. pp. 1143—1145.
25) Ibid. t. 83, 1876, pp. 131—134.
26) Compt. rend. t. 82, 1876, pp. 1316—1318.
27) Ibid. t. 83, pp. 325—327.
28) Ibid. pp. 430—432.

Wurzeln des Weinstocks mit Erfolg ausführen; ganz besonders leicht gelingt aber die Übersiedelung von Larven der 3. Generation. Spätere Versuche von Boiteau haben indessen festgestellt, dass nicht nur die aus Wintereiern hervorgegangenen Larven der Fundatrices, sondern auch die Larven der 2. Generation sich nicht auf den Wurzeln des Weinstocks fixieren[29]).

Der Fortpflanzungszyklus von *Phylloxera vastatrix* verläuft demnach in folgender Weise:

Auf den Wurzeln der Weinstöcke geht eine ununterbrochene Fortpflanzung der flügellosen Wurzelform von parthenogenetischen Weibchen vor sich. Diese Entwickelung wird nur durch die Winterfröste aufgehalten, indem die noch nicht gehäuteten Larven bereits bei einer Temperatur von etwa 10° C. in Erstarrung verfallen. Allein früher oder später, gegen das Ende des Sommers oder im Herbst, entwickelt sich ein Teil der Larven auf den Wurzeln zu geflügelten Sexuparae, welche, nachdem sie die Erde verlassen haben, auf oberirdische Teile des Weinstocks fliegen, wo sie unterhalb der Blätter oder an Trieben und Ästen Eier von zweierlei Art ablegen — und zwar größere, aus welchen die geschlechtlichen Weibchen hervorgehen, und kleinere, welche Männchen ergeben. Die befruchteten Weibchen legen sodann überwinternde Eier unter den Schuppen der Rinde ab. Aus diesen Eiern schlüpfen im Frühjahre Larven der Fundatrices aus, welche auf Knospen und junge Blättchen herüberkriechen und hier eine Reihe stets flügelloser Gallengenerationen beginnen. Das Schicksal der Fundatriceslarven auf europäischen Rebsorten ist noch nicht genau festgestellt, doch gelingt es denselben, nach Boiteau, auch hier bisweilen Gallen hervorzubringen. Gegen das Ende der Vegetationsperiode wandern die Larven der Gallenform, wenn sie auf den Blättern der Weinrebe keine Nahrung mehr finden können, auf die Wurzeln derselben, wo sie sich noch in die erwachsene ungeflügelte Wurzelform und nach Lichtenstein auch in die geflügelte Sexuparae[30]) verwandeln können oder aber unmittelbar überwintern. Die gleiche Migration kann jedoch auch bei den Larven der vorhergehenden Generationen stattfinden. Die umgekehrte Verwandlung der Larven der Wurzelform in die Gallenform ist nicht ausführbar; doch ist es Riley einmal gelungen, im Winter an Blättern der *Clinton*-Rebe, durch Überführung von Wurzelformlarven auf die Blätter, die Bildung von

---

29) Ibid. t. 95, 1882, p. 1201; t. 97, 1883, pp. 1180—1181; t. 100, 1885, p. 613.

30) „Le puceron des galles peut descendre aux racines et devenir ailé très promptement. J'ai mis, le 25 septembre, deux pucerons tirés d'une galle sur feuille de *taylor*, sur une racine de *clinton* en tube. En 16 jours ils se sont métamorphosés en nymphes" (Notes pour servir à l'histoire des Insectes du genre Phylloxera. Annales agronomiques de 1876, t. II, Nr. 1, p. 7 des tirés à part).

Gallen hervorzurufen[31]). Ebenso gelang es auch bei einem Versuch von Balbiani, Wurzelläuse an Blättern saugen zu lassen[32]).

Die Lebensgeschichte der *Chermes*-Arten von der Fichte wurde nach den in der Mitte des 18. Jahrhunderts von De Geer ausgeführten Beobachtungen erst vom Jahre 1887 an genauer bekannt. De Geer hatte eigentlich die Lebensgeschichte der nicht migrierenden *Chermes*-Arten verfolgt, welche bloß 2 Generationen auf der Fichte aufweisen: die Fundatrices, welche aus den auf den Knospen der Fichte überwinternden Larven hervorgehen und durch ihr Saugen Gallen hervorrufen, und die geflügelten parthenogenetischen Weibchen, welche nach dem Verlassen der Gallen sich gleich hier auf den Nadeln niederlassen und Eier ablegen, über denen sie auch absterben, indem sie dieselben mit ihren dachförmig gefalteten Flügeln bedecken[33]).

In der zweiten Hälfte Juni des Jahres 1887 entdeckte Blochmann an der Rinde der Zweige und Stämme von Fichten geschlechtliche *Chermes*-Individuen und vermutete zunächst, dieselben hätten sich aus den Eiern entwickelt, welche von den zu derselben Zeit aus Gallen erscheinenden geflügelten *Ch. strobilobius* abgelegt wurden. Aus den von den geschlechtlichen Weibchen abgelegten Eiern dagegen sollten sich nach Blochmann Larven der Fundatrices entwickeln[34]).

Allein schon im darauffolgenden Jahre führten Dreyfus vom März, Blochmann vom August an neue und außerordentlich wichtige Beobachtungen über die Fortpflanzung der *Chermes*-Arten aus, welche das Ergebnis lieferten, dass diese Fortpflanzung komplizierter ist, als Blochmann sich dieselbe anfangs gedacht hatte. Seine Beobachtungen veröffentlichte Dreyfus am 19. September[35]), Blochmann dagegen am 2. November[36]) desselben Jahres (1888).

Dreyfus nahm an, dass die von Blochmann im vorhergehenden Jahre gefundenen geschlechtlichen *Chermes*-Individuen eher von geflügelten *Ch. obtectus*-Weibchen herstammen konnten, welche um diese Zeit bereits abgestorben auf den Nadeln der Fichte

31) Über dem Weinstock schädliche Insekten. Heidelberg 1878, p. 17.

32) Compt. rend. 1874. Séance du 21 déc. — Von speziellen Arbeiten über die Reblaus sind folgende zu erwähnen: Cornu, M. Études sur le *Phylloxera vastatrix*. Paris 1879. — Balbiani, G. Le Phylloxera du chêne et le Phylloxera de la vigne. Paris 1884. Ferner die Arbeiten von J. Lichtenstein: Notes pour servir etc. 1876; Histoire du Phylloxera. Paris 1878.

33) De Geer. Abhandlung zur Geschichte der Insekten. Bd III. Übers. Nürnberg 1780, pp. 66—84.

34) Blochmann, F. Über die Geschlechtsgeneration von *Chermes abietis* L. Biol. Centralbl. Bd. VII, 1887, pp. 417—420.

35) Dreyfus, L. Über neue Beobachtungen bei den Gattungen *Chermes* und *Phylloxera*. Tageblatt der 6. Versammlung d. Naturf. u. Ärzte zu Köln.

36) Blochmann, F. Über den Entwickelungskreis von *Chermes abietis*. Verhandl. d. Naturhist.-medizin. Vereins zu Heidelberg. N. F., Bd. IV, Heft 2.

sitzen, von Ratzeburg aber schon im Mai in großer Anzahl gefunden worden waren, als von geflügelten *Ch. strobilobius*, welche gleichzeitig mit dem Auffinden der Sexuales auftreten. *Ch. obtectus* nun wurde von Dreyfus seinen morphologischen Eigenschaften nach einerseits den geflügelten, erst im August die Gallen verlassenden *Ch. abietis* Kalt., andererseits aber den geflügelten *Ch. laricis* Koch nahegestellt, welche auf der Lärche zur Entwickelung gelangen. Auf den Nadeln der Fichte fand jedoch Dreyfus Anfang Juni, also noch ehe sich die Gallen von *Ch. strobilobius* öffnen, geflügelte Weibchen, welche mit dieser Art übereinstimmten. Aus den von diesen Weibchen abgelegten Eiern entwickelten sich ebenfalls geschlechtliche Individuen. Um gewisse Erscheinungen im Leben der *Chermes*-Arten erklären zu können, hielt Dreyfus eine Migration auch dieser Insekten für möglich; jedenfalls war er einer Vorstellung von der Migration der *Chermes*-Arten sehr nahe gekommen. Allein es war Blochmann, welcher zuerst die Tatsache einer Migration der ihre Gallen früh verlassenden geflügelten Weibchen von *Ch. abietis* (demnach der Form *viridis*) auf die Lärche beobachtete. Nach den Beobachtungen des gleichen Autors legten die später, Ende August, aus den Gallen auskommenden geflügelten *Chermes*-Individuen (Form *abietis*) ihre Eier gleich hier auf den Nadeln der Fichte ab. Auf Grund seiner oben erwähnten Beobachtungen hatte sich Blochmann die Fortpflanzung von *Ch. abietis* in folgender Weise vorgestellt. Aus den Eiern, welche von den auf die Lärche übergesiedelten geflügelten Weibchen abgelegt wurden, entwickeln sich Larven mit kurzer Rüsselborstenschlinge, welche in den Rissen der Rinde überwintern und im Frühjahr, nachdem sie herangewachsen sind, einer geflügelten Generation den Ursprung geben, die auf die Fichte zurückkehrt und hier Eier einer zweigeschlechtlichen Generation hervorbringt.

In seiner nächsten Arbeit spricht sich Dreyfus bereits in bestimmter Weise und zwar auf Grund morphologischer und biologischer Eigentümlichkeiten, für eine durch Migrationen vermittelte Übereinstimmung von *Ch. laricis* (auf der Lärche) mit *Ch. abietis* und *obtectus* aus. Den anderen Lärchen-*Chermes*, *Ch. hamadryas*, hingegen glaubte Dreyfus *Ch. strobilobius* Kalt. nahestellen zu können[37]).

Bald darauf gelang es den beiden genannten Autoren[38]), und später

---

37) Neue Beobachtungen bei den Gattungen *Chermes* L. und *Phylloxera* Boyer de Fonsc. Zool. Anz., 12. Jahrg., 1889, pp. 65—73.

38) Dreyfus, L. Zur Biologie der Gattung *Chermes* Hartig. Zool. Anz., 12. Jahrg., 1889, pp. 293—294. — Über die Phylloxerinen. Wiesbaden 1889. — Blochmann, F. Über die regelmäßigen Wanderungen der Blattläuse, speziell über den Generationszyklus von *Chermes abietis* L. Biol. Centralbl. Bd. IX, Nr. 9. 1889, pp. 271—284.

hauptsächlich Cholodkovsky[39]), welcher seine Beobachtungen über die *Chermes*-Arten fast gleichzeitig mit ihnen (1887) begonnen hatte, die Eigentümlichkeiten in der zyklischen Fortpflanzungsweise der Gattung *Chermes* mit genügender Sicherheit aufzuklären. Auf Grund aller dieser Untersuchungen gestaltet sich die zyklische Fortpflanzungsweise der migrierenden *Chermes*-Arten nunmehr wie folgt.

Die ungeflügelten Fundatrices wachsen im Frühjahr auf den Knospen der Fichten verhältnismäßig rasch heran, wobei sie 3 Häutungen durchmachen, und legen hierauf große Eierhäufchen ab. Die aus letzteren hervorgegangenen Larven kriechen zwischen den Nadeln eines jungen Triebes herum, welcher bereits angefangen hat, sich zu einer Galle umzuwandeln, beginnen hier zu saugen, worauf sie sich zu Nymphen, und nachdem sie die sich öffnenden Gallen verlassen haben — zu geflügelten Weibchen verwandeln, wobei sie die vierte Häutung durchmachen. Gallen verschiedener Gestalt öffnen sich auch zu verschiedenen Zeiten. So öffnen sich die Gallen von *Ch. coccineus* Chol., *strobilobius* Kalt., *sibiricus* Chol. und *viridis* Ratz. in der Umgebung von St. Petersburg von Ende Juni (*Ch. sibiricus*) bis Mitte Juli (*Ch. viridis*), die Gallen von *Ch. abietis* Kalt. und *lapponicus* Chol. dagegen — von Anfang Juli bis Ende August. Aus den sich früh öffnenden Gallen erscheinen die geflügelten *Chermes*-Weibchen augenscheinlich mit nicht vollständig ausgereiften Eiern, indem sie dieselben nicht unter beliebigen Bedingungen und auch nicht an die Nadeln der Fichte ablegen, welche ihnen um diese Zeit schon nicht mehr genügende Nahrung liefern können. Alle diese geflügelten Individuen fliegen auf andere Coniferen hinüber: *Ch. coccineus* auf die Weißtanne, *Ch. sibiricus* auf die Arve, *Ch. viridis* und *strobilius* auf die Lärche, und legen hier, nach vorhergegangenem Saugen an den Nadeln, ihre Eier ab. Aus den Gallen der Fichte hingegen, welche sich von Mitte Juli bis Ende August öffnen, gehen Weibchen mit vollständig entwickelten Eiern hervor (so hat sich z. B. in den Eiern *Ch. abietis* nach Cholodkovsky bereits das Blastoderm gebildet); diese Eier können die Weibchen demnach unter beliebigen Bedingungen ablegen und nicht nur an Fichtennadeln, obgleich sie im Freien nach den Beobachtungen von Blochmann und Cho-

39) Cholodkovsky, N. Über einige *Chermes*-Arten. Zool. Anz., 1888, Nr. 270, pp. 45—48. — Noch einiges zur Biologie der Gattung *Chermes* L. Ibid. 1889, Nr. 299, pp. 60—64. — Zur Biologie und Systematik der Gattung *Chermes* L. Horae Soc. Ent. Ross., t. XXIV, 1889, pp. 386—420. — Zur Lebensgeschichte von *Chermes abietis* L. und *Chermes strobilobius* Kalt. Zool. Anz., 1894, Nr. 463, pp. 434—437. — Beiträge zu einer Monographie der Coniferenläuse. Horae Soc. Ent. Ross., t. XXX, 1896, pp. 1—102 und t. XXXI, 1896, pp. 1—61. — Über den Lebenszyklus der *Chermes*-Arten und die damit verbundenen allgemeinen Fragen. Biol. Centralbl. Bd. XX, 1900, pp. 265—283.

lodkovsky gerade ausschließlich hier abgelegt werden. Aus den an Fichtennadeln abgelegten Eiern von *Ch. abietis* und *lapponicus* schlüpfen Larven mit langer Rüsselborstenschlinge aus, welche auf Knospen hinüberkriechen, dort überwintern und sich im Frühjahr zu Fundatrices entwickeln.

Aus den Eiern dagegen, welche durch von der Fichte herübergewanderte geflügelte *Chermes*-Weibchen auf Zwischengewächsen abgelegt wurden, entwickeln sich Larven mit kurzer Rüsselborstenschlinge; dieselben saugen einige Zeit hindurch an den Nadeln, wo sie auch überwintern, oder aber sie verkriechen sich in die Risse der Rinde an Trieben und entwickeln sich im Frühjahr zu ungeflügelten Weibchen (*Fundatrices spuriae* nach Cholodkovsky). Letztere legen Eierhäufchen ab. Die aus diesen hervorgehenden Larven saugen entweder an der Rinde (*Ch. sibiricus* auf der Arve) oder auf den Nadeln (*Ch. viridis, strobilobius* auf der Lärche, *coccineus* auf der Weißtanne) und verwandeln sich hier mit der dritten Häutung alle (bei *Ch. viridis* und *sibiricus*) oder bei anderen Formen nur zum Teil in Nymphen mit Flügelanlagen; in letzterem Fall bleibt ein Teil in Gestalt ungeflügelter Weibchen zurück, welche fortfahren, sich weiter zu vermehren. Die Nymphen dagegen verwandeln sich mit der vierten Häutung zu geflügelten Sexuparen, welche Ende Mai und Anfang Juni auf die Nadeln der Fichte hinüberfliegen und hier ihre Eier ablegen, aus denen sich kleine ungeflügelte Männchen und geschlechtliche Weibchen entwickeln (dieselben besitzen, im Gegensatz zu *Phylloxera*, Rüssel). Die befruchteten Weibchen legen je ein Ei unter die Schuppen der Rinde oder auf die Rinde überhaupt ab. Aus diesen Eiern entwickeln sich gegen Ende des Sommers oder im Anfang des Herbstes die Larven der Fundatrices, welche im Frühjahr des nächsten Jahres die Bildung von Gallen hervorrufen. Der Zyklus von Generationen ist demnach in diesem Fall ein 2jähriger, die Gallen auf den Fichten werden in ein und derselben ununterbrochenen Reihe von Generationen erst über 1 Jahr, d. h. im dritten Jahr gebildet. Auf den Zwischengewächsen dagegen geht bei den *Chermes*-Arten, mit Ausnahme von *Ch. viridis* und *sibiricus* eine Spaltung des Zyklus vor sich, indem ein Teil der Individuen fortfährt, sich auf diesen Gewächsen fortzupflanzen, ein anderer Teil der Individuen aber, nach ihrer Entwickelung zu geflügelten Sexuparen, auf Fichten herüberfliegt und auf diese Weise die Fortpflanzung auf diese Hauptpflanze herüberträgt.

Dreyfus hatte schon im Jahre 1888 bei *Ch. hamadryas* und *laricis* und bei der 1. Generation von *Ch. abietis* 2 durch ihre Färbung voneinander verschiedene Serien unterschieden — eine gelbe resp. rote und eine grüne —, welche seiner Ansicht nach dadurch entstanden, dass bereits aus den Eiern ein und desselben

Weibchens häufig verschieden gefärbte Nachkommen hervorgehen. Ähnliche Beobachtungen in Verbindung mit noch anderen von ihm angestellten bewogen Cholodkovsky, derartige Reihen als zu verschiedenen Arten oder Varietäten gehörig zu betrachten, weshalb er auch die Form *abietis* Kalt. (gelbe Form) von *viridis* Ratz. (grüne Form) unterscheidet und ebenso die Form *lapponicus* Chol. von der früheren Art *strobilobius* trennt: Die überwinternde Larve der Gallenerzeugerinnen ist bei *abietis* langgestreckt und gelb, bei *viridis* dagegen — breit oval und grün; die geflügelten Individuen sind in ersterem Fall hellgelb, in letzterem — rötlich-gelb oder fast rot; die von ersteren abgelegten Eier gelb, bei letzteren dagegen grün. Auf die verschiedene Länge der Rüsselborstenschlinge bei den Larven der echten (*abietis*) und der Pseudofundatrices (*viridis*) hat bereits Blochmann (1889) hingewiesen. Bei der Form *lapponicus* unterscheidet Cholodkovsky wiederum 2 Varietäten: var. *praecox* Chol., welche in morphologischer Hinsicht kaum von *Ch. strobilobius* Kalt. zu unterscheiden ist, und var. *tardus* Dreyf., deren geflügelte Weibchen dunkelrot sind und bei welchen das 4. Fühlerglied nicht länger, sondern kürzer als das 3. ist, während die von ihnen abgelegten Eier nicht nackt, sondern von einem weißen Flaum bedeckt sind. Die Gallen von *praecox* erreichen ihre Reife im Anfang des Sommers, die Gallen von *tardus* dagegen erst am Ende desselben. In Anbetracht der Ähnlichkeit zwischen *praecox* und *strobilobius* spricht Cholodkovsky sogar von biologischen oder physiologischen Spezies — Sorores, welche sich nur durch physiologische Eigentümlichkeiten voneinander unterscheiden[40]).

Allein gegenwärtig kann man sich meiner Ansicht nach noch nicht mit völliger Bestimmtheit dafür aussprechen, dass wir es im erwähnten Falle nicht etwa mit polymorphen Formen *abietis-viridis* und *strobilobius-lapponicus*, sondern vielmehr mit mehreren distinkten Arten zu tun haben. Direkte Versuche, welche die Unmöglichkeit des Übergangs einer Form in eine andere, ihr nahestehende, in einer Reihe von Generationen nachweisen würden, liegen ja nicht vor. Andererseits werden auch bei einigen anderen Pflanzenläusen je 2 gleichzeitig zur Entwickelung gelangende verschiedene Formen ungeflügelter oder geflügelter Weibchen unterschieden, welche jedoch eine gemeinsame Abstammung aufweisen. So entwickeln sich auf dem roten Hartriegel häufig gleichzeitig 2, durch Färbung und andere Merkmale gänzlich voneinander verschiedene Formen der *Schizoneura corni* Fabr.: die eine mit grünem Hinterleib ohne großen schwarzen Fleck, die andere dagegen mit großem schwarzen Fleck auf weißlich-grünem Hinterleib. Die auf den Hartriegel zurückkehrenden Sexuparen treten jedoch nur in dieser letzteren Form

40) Biol. Centralbl. Bd. XX, 1900, pp. 279—281.

auf. An den Wurzeln von Gramineen trifft man in den Kolonien von *Tetraneura caerulescens* Pass. sowohl Weibchen mit 6gliedrigen Fühlern und zahlreich facettierten Augen, wie auch solche mit 5gliedrigen Fühlern und nur 3 Facetten der Augen an. Die geflügelten Emigranten von *Tetraneura ulmi* De Geer treten bisweilen in der Form *T. caerulescens* auf und ich vermutete anfänglich (1895/6, 1901), ich hätte es wirklich mit einer besonderen Art von der Ulme zu tun.

Auf der grünen Rinde junger Triebe der Lärche (*Larix europaea*) fand Cholodkovsky *Chermes*-Individuen, welche durch ihre gelblich-grüne Färbung und den Bau der Fühler *Ch. viridis* ähnlich sahen, und von ihm aus diesem Grunde *Ch. viridanus* benannt wurden. Anfang Juni entwickeln sich aus den überwinterten Larven dieser Form geflügelte parthenogenetische Weibchen, welche ihre Eier gleich hier auf den Nadeln der Lärche ablegen, wobei sie dieselben mit reichlichem weißem Flaum bedecken. Nach etwa 2 Wochen schlüpfen längliche, gelbliche Larven mit langer Rüsselborstenschlinge aus den Eiern aus und beginnen zuerst an den Nadeln zu saugen, worauf sie auf die Rinde übergehen und in deren Rissen überwintern, um im Frühjahr die jungen Triebe aufzusuchen. Hieraus ist zu ersehen, dass *Ch. viridanus* nur eine geflügelte Generation im Jahre aufweist. Cholodovsky vermutet, dass diese *Ch. viridanus* die zu einer selbständigen Art differenzierten ursprünglichen Übersiedler von *Ch. viridis* darstellen[41]).

Auf der Fichte sind noch Gallen von *Ch. orientalis* Dreyf. beschrieben worden, welche Art nach Dreyfus mit der auf der Rinde junger Zweige und Triebe der Kiefer lebenden *Ch. pini* Koch übereinstimmt und demnach mit letzterer in einen Generationszyklus gehört. Cholodkovsky hingegen vermutet, dass *Ch. pini* sich wenigstens in Wäldern des Nordens zu einer distinkten Art oder Varietät differenziert und dabei den Zusammenhang mit der Fichte eingebüßt hat[42]). Nach den Beobachtungen von Cholodkovsky gelangen bei *Ch. pini* im Frühjahr geflügelte Sexuparen zur Entwickelung, welche augenscheinlich auf die Fichte hinüberfliegen (doch sind die entsprechenden Gallen hier noch nicht aufgefunden worden). Ende Juni und Anfang Juli treten neue, an Größe die Sexuparen nur wenig übertreffende geflügelte Weibchen auf, welche ihre Eier jedoch an die Nadeln der Kiefer ablegen. Aus diesen Eiern entschlüpfen Larven mit langer Rüsselborstenschlinge, welche auf die Rinde übergehen und sich zu ungeflügelten oviparen Weibchen entwickeln[43]).

Auf der Rinde der Fichte lebt ein ungeflügelter *Chermes*, welcher mit der ungeflügelten Form von *Ch. pini* identisch ist; auf Grund dieser Übereinstimmung bezeichnet Cholodkovsky diese Form als *Ch. pini* var. *Ch. pineoides*[44]).

Unterfamilie Pemphiginae Mordw. 1. Gruppe Vacunina mit der Gattung *Vacuna* Heyd.; 2. Gruppe Schizoneurina: *Schizoneura* Hart., *Löwia* Licht. (*L. passerini* Sign.), *Colopha* Mon., *Paracletus?* Heyd., 3. Gruppe Pemphigina: *Pemphigus* Hart.,

41) Revue Russe d'Entomol. 1902, Nr. 3. Ebenso Zool. Anz. Bd. XXVI. 1903, p. 263.

42) Aphidol. Mitteil. Über das Erlöschen der Migration bei einigen *Chermes*-Arten. Zool. Anz. Bd. XXVII, 1904, pp. 471—479.

43) Zur Biologie der Kiefer-*Chermes*-Art. (Russisch.) Travaux de la Société des Naturalistes de St. Pétersbourg. Section de Zoologie, t. XXXIII, Lief. 1. 21. Okt. 1902.

44) Aphidol. Mitteil. 19. Zur Biologie von *Chermes pini* Koch. Zool. Anz. Bd. XXVI, 1903, pp. 250—263.

Tetraneura Hart., *Aploneura* Pass., *Pentaphis* Horv. und einige andere Gattungen. Den ersten Anstoß zu dem Studium der Migration bei der Unterfamilie der Pemphiginae hat, wie bereits weiter oben erwähnt wurde, Derbès durch seine Beobachtungen über die *Pemphigus*-Arten von *Pistacia terebinthus* und *lentiscus* gegeben (1869—1872).

Nach diesen Beobachtungen migrieren die erst in der 3. Generation auftretenden geflügelten Weibchen (die 2. Generation ist flügellos, unterscheidet sich aber durch verschiedene Merkmale von den Fundatrices) von Anfang August bis Ende Oktober von der Pistazie. Allein es gelang Derbès nicht, festzustellen, wohin diese Weibchen auswandern. In der ersten Hälfte des Mai kehren nun geflügelte Sexuparen auf die Zweige und Stämme dieser Bäume zurück, welche hier kleine ungeflügelte und eines Rüssels entbehrende geschlechtliche Individuen hervorbringen. Die befruchteten Weibchen sterben nach Derbès und J. H. Fabre noch mit den Eiern im Leibe ab (während bei den Pappeln — Ulmen — und anderen Pemphiginen die befruchteten Weibchen ihre Eier ablegen). Zum Frühjahr des darauffolgenden (3.) Jahres entschlüpfen diesen Eiern Fundatriceslarven, welche durch ihr Saugen Gallen an den sich entwickelnden Blättchen hervorbringen.

Im Jahre 1878 stellten Lichtenstein und Courchet fest, dass als Zwischengewächse, wenigstens bei *Aploneura* und einigen anderen Pemphiginen der Pistazie, Gramineen fungieren. Im Mai des genannten Jahres fand Lichtenstein auf Wurzeln von Gramineen geflügelte Sexuparen von *Aploneura*, was ihn denn auch dazu bewog, in Gemeinschaft mit Courchet Versuche einer Übersiedelung geflügelter Emigranten aus Gallen auf die Wurzeln der Gerste (*Hordeum vulgare*) vorzunehmen. Die geflügelten Emigranten setzten hier Junge ab und die aus letzteren hervorgegangenen ungeflügelten Weibchen brachten ihrerseits bereits nach etwa 14 Tagen wiederum Junge hervor. Im Freien hingegen fand Lichtenstein *A. lentisci* auf den Wurzeln von *Bromus mollis*. Sodann konnte Courchet durch seine Versuche mit Übersiedelungen anderer *Pemphigus*-Arten der Pistazien, und zwar *P. semilunaris* und *follicularis* auf Wurzeln von Gramineen feststellen, dass die Wurzel-(Übersiedler-)Generation auf den Wurzeln auch überwintert, was übrigens auch zu erwarten war, indem die Migration zu spät erfolgt, und die remigrierenden Sexuparen erst im nächsten Frühjahr zur Entwickelung gelangen.

Die remigrierenden Sexuparen der *Pemphigus*-Arten von *Pistacia* unterscheiden sich in mehr oder weniger beträchtlicher Weise von den Emigranten. So unterschied z. B. Lichtenstein[45]) 5 auf dem

45) Lichtenstein, J. Les pucerons du térébinthe. Feuille des Jeunes Naturalistes. 1880. Juni.

Terpentinbaum zurückkehrende Formen von Sexuparae, welche er provisorisch z. B. „*P. utriculoides*“ u. s. w., und zwar stets mit der Endigung „*oides*“ benannte, auf Grund ihrer mehr oder weniger großen Ähnlichkeit mit den geflügelten Emigranten desselben Baumes. Während alle emigrierenden Weibchen 6gliedrige Fühler besitzen, sind diese letzteren bei 2 von den 5 erwähnten „*oides*“-Sexuparae nach Lichtenstein und auch nach Derbès 5gliedrig.

Seine Studien über die Wurzelpemphiginen begann Lichtenstein im Jahre 1877 bereits in voller Erkenntnis der Migrationen bei den Pflanzenläusen, wobei er selbst einander ganz unähnliche Formen zueinander in Beziehung brachte, wie z. B. die Wurzelläuse *P. boyeri* Pass. (die *Tetraneura*-Art) mit *P. bursarius* L., welche Gallen auf den Trieben der Pappeln hervorbringt, ferner die Wurzelform *P. caerulescens* Pass., Übersiedlerform von *Tetraneura ulmi* De Geer, welche auf den Blättern von *Ulmus campestris* Gallen hervorbringen, mit *P. affinis* Kalt., welche unter den Blättern von *Populus nigra* und *pyramidalis* saugt[46]).

Im Jahre 1880 vermutete Lichtenstein, dass *Pemphigus bursarius* auf *Filago germanica* migriert, von wo er im August und später auf die Rinde der Pappeln zurückkehrt, wo die Remigranten denn auch ihre ungeflügelte und rüssellose geschlechtliche Nachkommenschaft zur Welt bringen, d. h. er vereinigte *P. bursarius* L. mit *P. filaginis* Boyer de Fonsc. = *gnaphalii* Kalt.[47]). Späterhin dagegen betrachtete er *Rhizobius sonchi* Pass.[48]) als die Zwischenform (Übersiedler) von *P. bursarius* und endlich (1886) glaubte er diese in *P. lactucarius* Pass.[49]) gefunden zu haben. Überhaupt gehören alle auf Pappeln Gallen erzeugenden Pflanzenläuse — mit Ausnahme von *P. spirothecae* Pass. — nach den Beobachtungen von Kessler[50]) und Lichtenstein[51]) u. a. m. migrierenden Arten an. Allein bis jetzt war deren ganzer Entwickelungszyklus mit Angabe der Zwischengewächse noch nicht mit genügender Sicherheit festgestellt worden. Endlich ist es mir in den Jahren 1906—1907 gelungen, die Migration von *Pemphigus affinis* Kalt. auf mehrere *Ranunculus*-Arten (*P. ranunculi* Kalt.), von *P. ovato-oblongus* Kessl. (= *marsupialis* Courchet) auf *Filago* und *Gnaphalium* (*P. filaginis*

46) Anthogénésie chez les Pucerons souterrains des Graminées. Compt. rend. t. 84, 1877, pp. 1489—1491.

47) Compt. rend. t. 90, 1880, pp. 804—805; t. 91, 1880, pp. 339—340; t. 92, 1881, pp. 1063—1065.

48) Nouvelles observations sur les migrations des pucerons. Compt. rend. de la Soc. Entom. de Belgique, séance du 6. novembre 1880.

49) Pucerons du peuplier. Monographie. Montpellier 1886, pp. 27—28.

50) Die auf *Populus nigra* L. und *Populus dilatata* Ait. vorkommenden Aphidenarten. Kassel 1882.

51) Pucerons du peuplier. Montpellier 1886.

Boyer de Fonsc.) und von *P. pyriformis* Licht. auf *Lactuca* (*P. lactucarius* Pass.) festzustellen.

Indem ich die geflügelten remigrierenden *Pemphigus*-Sexuparae untersuchte, welche gegen Ende des Sommers und im Herbst auf die Rinde der Pappelstämme (*Populus nigra, pyramidalis* und *suaveolens?*) zurückkehren, erregten zwei Formen meine Aufmerksamkeit. Die eine derselben kommt dem Bau ihrer Fühler nach den geflügelten *P. bursarius* L. nahe und unterscheidet sich von ihnen nur dadurch, dass *P. bursarius* am Ende des 5. Fühlergliedes ein großes, fast viereckiges Riechgrübchen besitzt, während bei der nahestehenden Sexupare sich ein nur kleines Grübchen vorfindet; außerdem sind noch das 5. und 6. Fühlerglied etwas dicker als bei *P. bursarius*. Indem ich jedoch diese auf die Pappel remigrierenden Sexuparae mit den geflügelten Sexuparae von *P. filaginis* Boyer de Fonsc. = *gnaphalii* Kalt., welche sich auf *Gnaphalium* und *Filago* bereits im Juli entwickeln, verglich, fand ich, dass dieselben vollkommen miteinander übereinstimmten. Es stellte sich demnach heraus, dass die geflügelten Sexuparen von *P. gnaphilii* Kalt. (= *filaginis* Boyer de Fonsc.) in der Tat auf die Pappel herüberfliegen. Obgleich von allen Gallenerzeugern auf der Pappel gerade *P. bursarius* die größte Ähnlichkeit mit *P. gnaphalii* aufweist, muss ich hier doch den Umstand erwähnen, dass ich auf denjenigen Pappeln (ein Dorf im Gouv. Pskov und in Bjelowesh), auf welchen ich Sexuparae von *P. filaginis* gefunden hatte, niemals Gallen von *P. bursarius* beobachtete, welche sich lange Zeit hindurch auf den Zweigen erhalten können.

Von anderen Pflanzenläusen krautartiger Gewächse zeigt *P. lactucarius* Pass. (auf den Wurzeln von *Lactuca sativa, virosa, saligna* u. a. m.) nach dem Bau seiner Fühler zu urteilen, sogar noch mehr Ähnlichkeit mit *P. bursarius* als *P. filaginis,* und zwar erweist sich bei den geflügelten Sexuparen von *P. lactucarius* das 6. und 5. Fühlerglied als annähernd von der gleichen Dicke wie die entsprechenden Glieder von *P. bursarius,* während diese Glieder bei *P. filaginis* etwas dicker sind.

(Schluss folgt.)

Emil v. Dungern u. Richard Werner: Das Wesen der bösartigen Geschwülste, eine biologische Studie.

(Aus dem Institute für Krebsforschung in Heidelberg.)

Leipzig, Akad. Verlagsgesellschaft 1907, gr. 8°, 159 S.

Die Verf. geben einen besonders auch den fernerstehenden Biologen empfehlenswerten Überblick über die Tatsachen und über die Theorien dieses schwierigsten Problems der ätiologischen Pathologie. Unparteiisch, nicht allzu ausführlich und doch klar werden die Ergebnisse der bisherigen Forschung dargelegt.

Am ausführlichsten begreiflicherweise sind die sehr interessanten Versuche über den Einfluss äußerer Reize auf Wachstum und Vermehrung der Zellen besprochen, die vor allem der zweite der Verf. angestellt hat. Auf sie stützt sich die von den Verf. vertretene Theorie über die Bösartigkeit der Geschwülste, die bekanntlich definiert wird als die Fähigkeit zu unbegrenztem Wachstum auf Kosten der normalen Körpergewebe. Sie lautet folgendermaßen: alle Zellen besitzen in sich, und zwar mehrfache, Regulationsmechanismen, welche eine dauernde Steigerung des Wachstums und der Vermehrung hemmen. Durch verschiedenartige Reize, bezw. Schädigungen, können diese Hemmungsvorrichtungen zeitweise ausgeschaltet oder geschwächt werden, so dass eine übermäßige Assimilation und Vermehrung eintreten kann — Wachstumsreize. Zugleich werden aber diese Hemmungsmechanismen regeneriert und es gelingt im Experiment, auch durch wiederholte und verschiedenartige Reizeinwirkungen nicht, sie dauernd auszuschalten, ohne auch die übrigen Zellorganoide so zu schädigen, dass die Zelle zugrunde geht. Es gelingt also nicht, experimentell normale Zellen zur unbegrenzten Wucherung zu bringen. Dagegen müssen wir ein solches Fehlen der Hemmungsmechanismen bei Fortbestehen des übrigen Zellenlebens voraussetzen bei den Zellen der bösartigen Geschwülste. Und die Erfahrung lehrt, dass eine biologische Umwandlung, ein Bösartigwerden, bei gutartigen Tumoren oder pathologisch veränderten Geweben unter dem Einfluss von Reizen vorkommt, die im Experiment nur zu vorübergehenden Wucherungen Anlass geben. Hier sei also anzunehmen, dass angeboren oder vorerworben eine qualitative oder quantitative Minderung der Hemmungsmechanismen, vor allem ihrer Regenerationsfähigkeit bestehe, so dass sie nur durch besondere Schädigungen dauernd verloren gehen können bei Fortbestehen des übrigen Lebens der Zelle.

Die Abhandlung ist nicht für den Spezialforscher bestimmt; die Verf. haben alle Anmerkungen und Literaturnachweise fortgelassen, da die letzteren ja in größeren älteren Monographien und für die letzte Zeit in den Spezialzeitschriften für Krebsforschung nachzuschlagen sind. Eine andere Äußerlichkeit des gut ausgestatteten Werkchens erscheint dem Ref. aber nicht nachahmenswert. Es ist ihm nämlich zwar eine Inhaltsübersicht mit 15 Hauptabschnitten und zahlreichen Unterabschnitten vorausgeschickt, und die Anordnung des Stoffes ist logisch gut durchgeführt, aber im Text fehlt jede Abteilung in Kapitel, jede Hervorhebung von Stichworten. Dadurch wird das Studium der 159 Seiten, die bei dem schwierigen und reichen Inhalt wohl wenige in einem Zuge durchlesen werden, erschwert und ebenso auch die Benützung durch Nachschlagen oder Wiederaufsuchen einzelner Abschnitte, trotz der ausführlichen Inhaltsübersicht am Anfang.

Werner Rosenthal, Göttingen.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der kgl. bayer. Hof- u. Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**
Professor der Botanik — Professor der Zoologie
in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal
Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark. Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

XXVII. Bd. 1. Dezember 1907. № 24.

Beiträge zur Biologie der Pflanzenläuse, Aphididae Passerini.

Die zyklische Fortpflanzung der Pflanzenläuse.

II. Die Migrationen der Pflanzenläuse, ihre Ursachen und ihre Entstehung.

Von **A. Mordwilko**,
Privatdozent a. d. Universität St. Petersburg.

(Schluss.)

Die am Ende des Sommers und im Herbst auf den Stämmen der Pappeln auftretenden Sexuparen der anderen Form erweisen sich als völlig übereinstimmend mit den Sexuparen von *P. ranunculi* Kalt., welche sich an Stengeln, Zweigen und an den Wurzeln einiger Hahnenfußarten, sowie bisweilen auch auf den Wurzeln von *Bidens* entwickeln. Solche Sexuparen konnte ich von August an beobachten, habe aber nicht nachforschen können, ob dieselben nicht schon früher erscheinen. Von den Pappelpemphiginen dagegen gleicht ihnen im Bau der Fühler und Flügel am meisten *P. affinis* Kalt. Ein Unterschied im Bau der Fühler besteht darin, dass *P. ranunculi* (sowohl auf dem Hahnenfuß wie auch auf der Pappel) weniger Riechgrübchen besitzt als *P. affinis*; so finden sich z. B. bei *P. ranunculi* auf dem 5. und 6. Glied je ein helles Grübchen, bei *P. affinis* dagegen auf dem 5. Glied außer dem Grübchen noch 6, auf dem 6. 8 helle Riechhalbringe.

In Anbetracht dessen, dass sowohl in Bjelowesh Gouv. Grodno (*Populus pyramidalis* und *nigra*) als auch in einem Dorf (Dubki) des

Gouv. Pskov (*Populus suaveolens*) meiner Ansicht nach nur 2 Arten von Sexuparen (*P. ranunculi* Kalt. und *P. filaginis* Boyer de Fousc.) auf die Pappel zurückwanderten, beschloss ich, im gegenwärtigen Sommer (1907) darauf acht zu geben, welche *Pemphigus*-Arten sich auf diesen Pappeln entwickeln würden. Es erwies sich, dass eine große Anzahl Gallen von *P. affinis* Kalt. und *P. ovato-oblongus* Kessl. (= *P. marsupialis* Courchet), dagegen verhältnismäßig wenig Gallen von *P. pyriformis* Licht. zur Entwickelung gelangten. Durch Versuche mit Übersiedelung von Nymphen und geflügelten Emigranten von *P. affinis* und *ovato-oblongus* von der Pappel auf die vermutlichen Zwischengewächse gelang es mir in der Tat, festzustellen, dass *P. ranunculi* nichts anderes als die Exules von *P. affinis* darstellt, d. h. in dem Entwickelungszyklus dieser Art enthalten ist, *P. filaginis* hingegen — die Exules von *P. ovato-oblongus*.

P. affinis Kalt. — *ranunculi* Kalt. Am 1./14. Mai fand ich in Bjelowesh an jungen Blättern von *Populus nigra* und *pyramidalis* laterale faltenartige Gallen (die Seitenränder der Blätter werden dabei nach unten umgebogen und an die untere Oberfläche der Blätter gelegt), welche durch die Fundatriceslarven von *P. affinis* erzeugt wurden. Am Ende des Monats wuchsen mit der vollen Entwickelung der Blätter auch die Fundatrices heran und begannen Larven der 2. Generation hervorzubringen. Die Falten selbst nahmen um diese Zeit ein konsistenteres Aussehen und eine weißliche, bisweilen auch rötliche Färbung an. Die Larven schlüpften aus den Gallen der Fundatrices aus und begaben sich nach den Spitzen der Triebe, wo sich um diese Zeit neue junge Blättchen zu entwickeln begannen. Die Larven besetzten die ganze Unterseite dieser Blättchen und riefen durch ihr Saugen eine Zusammenfaltung derselben in Hälften, nach unten und etwa längs der Mittelrippe, hervor; außerdem bildeten sich späterhin auf diesen Blatthälften Hervorwölbungen und Runzeln, wobei die Blätter selbst eine blassgrüne oder blassgelbe oder sogar eine rötliche Färbung annahmen. Bei jungen und kräftigen Pappeln waren die Blätter bestrebt, sich wieder auszubreiten und wenigstens an den Seiten ein normales Aussehen anzunehmen, woher die Falten bisweilen eine sehr mannigfaltige Gestalt aufwiesen. Den 8./21. Juni sah ich bereits Nymphen von *P. affinis*. An demselben Tage pflanzte ich *Ranunculus repens* in einen Blumentopf und bedeckte die Pflanze mit Blättern der Schwarzpappel, auf welchen Larven und Nymphen von *P. affinis* saßen. Nach einigen Tagen entwickelten sich hier aus den Nymphen geflügelte Emigranten, welche sich jedoch ungern auf den Hahnenfuß setzten und lieber nach dem Fenster flogen. Am 12./25. Juni setzte ich eine besondere Art des Hahnenfußes, *Ranunculus flamula*, in einen Blumentopf; diese Art wächst in der Nähe des Wassers

und ist im Freien den Angriffen von *P. ranunculi* ganz besonders ausgesetzt; darüber streute ich wiederum gefaltete Pappelblätter mit Larven und Nymphen von *P. affinis*. Diesesmal setzten sich die Nymphen wie auch die geflügelten Emigranten gerne auf die Blätter und Stengel des Hahnenfußes, doch flog ein Teil der geflügelten Individuen dennoch aus irgendeinem Grunde auf das Fenster. Die auf den Hahnenfuß übergegangenen geflügelten Weibchen begannen Junge abzulegen und zwar zu ganzen Gruppen in kurzen Zeitintervallen. Die Larven verblieben meist an Ort und Stelle, ein Teil derselben kroch jedoch auseinander. Bald bedeckten sie sich mit Wachsflaum, zuerst nur hinten, dann auf dem ganzen Körper. Nach einigen Tagen, etwa am 18.—19. Juni/1.—2. Juli waren die Stengel von *Ranunculus flammula* an einigen Stellen rings herum von weißem Flaum bedeckt. Die geflügelten Weibchen waren um diese Zeit schon dem Absterben nahe, ihr Abdomen nach der Ablage der Jungen zusammengeschrumpft. Diese Weibchen saßen zum Teil noch auf dem Hahnenfuß, zum Teil waren sie von demselben abgefallen. Offenbar saugen die geflügelten Emigranten nicht auf dem Hahnenfuß, obgleich sie ihr Rüsselende bisweilen an die unter ihnen befindliche Fläche der Pflanzenteile ansetzen; jedenfalls enthalten sie zur Zeit ihrer völligen Reife bereits vollständig entwickelte Junge, welche sie in verhältnismäßig kurzer Zeit ablegen können, z. B. innerhalb einer oder mehrerer Stunden, vielleicht aber in ein oder zwei Tagen. Am 21. Juni/4. Juli bemerkte ich einige ungeflügelte Exemplare, welche bereits ziemlich herangewachsen und reichlich mit Wachsflaum bedeckt waren, auf *Ranunculus repens* in benachbarten Blumentöpfen. Nach einiger Zeit brachten dieselben Nachkommen zur Welt. Am 17.—20. Juni/30.—3. Juli legte ich zusammengefaltete Blätter von *Populus nigra* mit geflügelten Emigranten und Nymphen von *P. affinis* auf im Freien wachsende *Ranunculus flammula*, allein nach einigen Tagen wurden diese Hahnenfußpflanzen von dem Wasser des angeschwollenen Flusses überschwemmt.

Während *Ranunculus flammula* im Juni fast ganz frei von *Pemphigus ranunculi* ist, bedeckt diese Pflanzenlausart im August die Blätter und Stengel des Hahnenfußes in ungeheuren Mengen. Um diese Zeit trifft man bereits Nymphen der Sexuparae an. Späterhin kann man auf dem Hahnenfuß noch bis spät in den Herbst hinein Pflanzenläuse bemerken und diese ganze Zeit über entwickeln sich auch geflügelte Sexuparae, welche nach Maßgabe ihrer Entwickelung auf die Stämme der Pappeln überfliegen. Schließlich bleiben auf dem Hahnenfuß anscheinend nur Larven und junge ungeflügelte parthenogenetische Weibchen zurück, welche auch daselbst überwintern. Mitte Mai dieses Jahres (1907) fand ich *P. ranunculi* auf Stengeln von *Ranunculus repens*, und zwar in den

Blattwinkeln, da wo die Basis des Blattstieles einen Teil des Stengels mit dem hier entspringenden jungen Trieb umfasst. Hier befanden sich ungeflügelte Weibchen mit grünlich-brauner Haut und 6gliedrigen, verhältnismäßig kurzen Fühlern, Larven, junge ungeflügelte Weibchen mit 6gliedrigen Fühlern und 3facettierten Augen und einige Nymphen. Im Glase entwickelten sich bei mir aus diesen Nymphen geflügelte, anscheinend keine sexuparen Weibchen, da ich in dem Glasgefäß, wo sie die Jungen abgesetzt hatten, nur Larven mit Rüsseln fand. Die Fühler dieser geflügelten Weibchen waren 6gliedrig, auf dem 3. Glied mit 11—17 Riechhalbringen, auf dem 4. mit 2—4 Halbringen, auf dem 5. ein Halbring und ein Grübchen, an dessen Gipfel, oder nur dieses letztere, auf dem 6. ein Grübchen vor dem verjüngten Gipfel (Spitze). Diese Weibchen besaßen demnach mehr Ähnlichkeit mit den Sexuparae, als mit den geflügelten Emigranten (vgl. S. 769 des vorliegenden Aufsatzes). Die ungeflügelten Weibchen von *P. ranunculi* sind von länglich-ovaler Gestalt, hell-grünlich-gelber oder gelber Färbung; sie besaßen 6gliedrige Fühler und Augen mit 3 Facetten.

Etwa um die Hälfte des Juni (Ende Juni neuen Stils) und später fliegen die geflügelten Emigranten von *Pemphigus affinis* auf die Hahnenfußarten hinüber, wo ihre Nachkommenschaft sich mit den schon vom vorigen Jahre her hier befinlichen Generationen von *P. ranunculi* vermischen kann. Allein im Mai und in der ersten Hälfte des Juni (Mitte Mai bis Mitte Juni n. St.) fand ich noch keine *P. ranunculi* auf den in der Nähe des Wassers wachsenden und im Frühjahr gewöhnlich überschwemmten Pflanzen von *Ranunculus flammula*. In Anbetracht dieses letzteren Umstandes können sich die Pflanzenläuse vermutlich während der Hochwasserperiode nicht auf diesem Hahnenfuß aufhalten. Jedenfalls überwintert *P. ranunculi* auf einigen Hahnenfußarten (z. B. *R. repens*), nachdem zuvor ein Teil der geflügelten Sexuparae auf die Stämme der Pappeln herübergeflogen ist. Wir sehen demnach bei *P. affinis — ranunculi* eine Spaltung der Generationszyklen in zwei parallele Reihen: die eine mit Rückwanderung auf die Hauptgewächse, die andere — ohne Migrationen, ständig auf dem Hahnenfuß verbleibend.

Pemphigus ovato-oblongus Kessler (= *marsupialis* Courchet)[52]) — *filaginis* Boyer de Fonsc. (= *gnaphalii* Kaltb.). Am 1./14. Mai 1907 fand ich in Bjelowesh an jungen Blättchen von *Populus nigra* und *pyramidalis* kleine Gallen von P. *ovato-oblongus*. Am Ende des Monats (Anfang Juni n. St.) gelangten auch Gallen und in ihnen Fundatrices zur Entwickelung, worauf die Fundatrices

---

52) Der von Koch gegebene Name ist älter; außerdem gab Koch den Namen *marsupialis* für eine auf Pappeln lebende *Schizoneura*-Art.

begannen, Larven der 2. Generation zur Welt zu bringen; am 8./21. Juni beobachtete ich außer den Larven auch noch Nymphen und sogar ein geflügeltes Weibchen von *P. ovato-oblongus*. Nach dieser Zeit begannen die geflügelten Weibchen in immer wachsender Menge aufzutreten und waren noch bis zum letzten Drittel des Juni (Anfang Juli n. St. anzutreffen). Einzelne Gallen mit Läusen habe ich noch am 1./14. August gefunden. Allein auch diese Pflanzenläuse waren, obgleich in Gallen versteckt, dennoch den Angriffen von Hemerobiiden- und Syrphidenlarven ausgesetzt. Am 8./21. Juni pflanzte ich einige auf sandigen Wegen des Parkes wachsende Exemplare von *Filago arvensis* in einen Blumentopf und schüttete darüber teils Nymphen von *Pemphigus ovato-oblongus*, teils zerbrochene Gallen mit Pflanzenläusen dieser Art aus. Die Tiere setzten sich recht gerne auf die Pflanzen, besonders aber an deren oberste Teile, zwischen die Blütenköpfchen und unter dieselben. Am 12./25. Juni fand ich auch kleine Büschel von *Gnaphalium uliginosum*, welche im Grase in der Nähe eines Teiches, wie auch an anderen Stellen (Brach- und Ackerfeldern) wuchsen. Ich setzte auch einige Pflanzen dieser Art in einen besonderen Blumentopf und schüttete auf dieselben (zum Teil geflügelte) *P. ovato-oblongus*. Geflügelte Individuen setzte ich auch noch die nächsten Tage hindurch sowohl auf *Filago arvensis* wie auch auf *Gn. uliginosum*. Ein Teil dieser geflügelten Läuse setzte sich sofort auf die *Filago*-Büschel, ein anderer Teil flog aber wiederum nach dem Fenster[53]). Ich konnte hierauf beobachten, wie die geflügelten Emigranten lebende Junge absetzten. Ein verhältnismäßig großes Weibchen brachte in annähernd einer Viertelstunde etwa 20 Junge zur Welt, wobei dasselbe nach jeder Ablage etwas vorwärts kroch. In diesem Falle blieben die Jungen in der Eihülle mit deren Hinterende an dem Substrat kleben und verblieben einige Zeit hindurch ganz ruhig; bald jedoch breiteten sie ihre Extremitäten aus, zersprengten die Eihülle und begannen umherzukriechen. Bisweilen aber legten die geflügelten Weibchen ihre Jungen einfach auf den dichten Filz in dem oberen Teil der Pflanze ab. Am 16./29. Juni sah ich an zwei Stellen unter Blütenköpfen bereits ziemlich erwachsene ungeflügelte Weibchen von *P. filaginis*, welche mit einem reichlichen Wachsflaum bedeckt waren. Ein ungeflügeltes Weibchen dieser Art, welches auf einen Stengel gekrochen war, legte sogar ein Junges ab. Am 18. Juni/1. Juli streute ich Pflanzenläuse von *P. ovato-oblongus* und zerrissene Gallen mit Läusen auch auf die im Freien wachsenden Sträucher von *Gn. uliginosum* und beobachtete

53) Ich bot die *Filago*-Büschel auch geflügelten Weibchen und Nymphen von *P. pyriformis* Licht. an, allein diese Pflanzenläuse wollten sich hier nicht festsetzen, sondern krochen oder flogen davon.

bereits am darauffolgenden Tage einige geflügelte Weibchen, welche auf diesen Gewächsen saßen.

Im Gouv. Pskov fand ich im Juli d. J. 1906 einen großen Teil der *Gn. uliginosum* von *Pemphigus filaginis* infiziert. Von Mitte Juli an bis zum September beobachtete ich neben ungeflügelten parthenogenetischen Weibchen auch geflügelte Sexuparae. Letztere flogen auf die Stämme von Pappeln über. Im September und Oktober desselben Jahres fand ich *P. filaginis* auch in Bjelowesh. Diese Art überwintert nicht auf *Filago* und *Gnaphalium*, wenigstens einjährige Arten. Auch auf dem perennierenden *Gn. silvaticum*, das im Bjelowesher Park wächst, habe ich Ende September (a. St.) nichts gefunden, welches das Überwintern der Pflanzenläuse gezeigt hätte (ich fand nur geflügelte Sexuparen und ihre Nymphen).

Ich möchte an dieser Stelle auf einige Unterschiede zwischen den geflügelten Sexuparae von *P. filaginis* und den geflügelten Emigranten von *P. ovato-oblongus* hinweisen. Bei *P. ovato-oblongus* ist das 4. Fühlerglied kürzer als das 5., dieses wiederum kürzer als das 6., das 3. fast ebensolang wie das 4. und 5. zusammengenommen; bei *P. filaginis* dagegen sind die Fühler überhaupt kürzer und das 4. Glied ist dem 5. an Länge fast gleich. Bei den Emigranten von *P. ovato-oblongus* finden sich auf dem 3. Fühlerglied 13—16 Riechhalbringe, auf dem 4. 5—4, auf dem 5. 4—5, wovon der letztere fast viereckig und von beträchtlicher Größe ist, auf dem 6. 6—7 und ein großes Grübchen vor der verjüngten Spitze; bei den Sexuparae von *P. filaginis* dagegen finden sich auf dem 3. Fühlerglied 7—8 Halbringe, auf dem 4. 2, auf dem 5. ein Grübchen am Gipfel, auf dem 6. ebenfalls ein Grübchen vor der verjüngten Spitze. Bei den ungeflügelten Weibchen von *P. filaginis* sind die Fühler 6gliedrig, bei den Fundatrices von *P. ovato-oblongus* dagegen 4gliedrig.

Pemphigus pyriformis Licht. — *P. lactucarius* Pass. Gegenwärtig kann man mit Sicherheit behaupten, dass *P. lactucarius* nicht in den Generationszyklus von *P. bursarius* Licht.[54]) gehört. Ich habe bereits erwähnt, dass ich in Bjelowesh im Jahre 1907 auf kleinen Schwarz- und Pyramidenpappeln nur Gallen von 3 Arten beobachtet habe, und zwar von *Pemphigus affinis* Kalt., *P. ovato-oblongus* Kessler und wenn auch in geringerer Menge (auf 2 Schwarzpappeln in ziemlicher Menge) von *L. pyriformis* L. Selbst Gallen von *P. spirothecae* Pass. waren hier fast gar nicht zu sehen (ich fand nur 3 nicht entwickelte Gallen dieser Art). In einigen Gallen von *P. ovato-oblongus* Kessler und *P. pyriformis* Licht. fand ich

54) Unter dem Namen *Aphis bursaria* versteht C. Linné sehr verschiedene Gallenerzeuger auf Pappeln, während Lichtenstein es war, der eine ganz genaue Charakteristik der in Rede stehenden Art gegeben hat (Monographie des Pucerons du peuplier. 1886).

Überreste von Läusen (Larven, Nymphen, geflügelten Emigranten, sehr selten noch lebende Fundatrices) noch Mitte August (a. St.) des Jahres 1907. Allein Anfang Juli (a. St.) wurden mir von Knaben einige Gallen von den Trieben einer Schwarzpappel gebracht. Ferner fand ich selbst in der ersten Hälfte des August einige Gallen, welche ebenfalls auf Pappeln saßen, und zwar 2 Gallen auf einer an Gallen von *P. pyriformis* reichen Schwarzpappel und 2 Gallen auf *Populus suaveolens*, auf welchem sonst keinerlei Gallen waren. Von diesen 4 Gallen enthielten 2 noch Läuse. Erst glaubte ich, alle diese auf Trieben sitzenden Gallen wären von *P. bursarius* Licht. hervorgebracht. Als ich jedoch die in diesen Gallen zur Entwickelung gelangten geflügelten Weibchenemigranten näher untersuchte, so sah ich zu meinem Erstaunen, dass ich es nicht mit *P. bursarius*, sondern höchstwahrscheinlich mit *P. pyriformis* Licht. zu tun hatte. Bei den geflügelten Emigranten von *P. bursarius* sind das 5. und 6. Fühlerglied nicht geringelt, sondern sie enthalten nur je ein Riechgrübchen an ihrem Ende, und zwar ist dieses Grübchen auf dem 5. Gliede groß und viereckig; bei den geflügelten Emigranten dagegen, welche den Bjelowesher, denjenigen von *P. bursarius* ähnlichen Gallen entnommen wurden, waren das 5. und 6. Fühlerglied geringelt, und ihre Fühler zeigten überhaupt eine Übereinstimmung mit den Fühlern der Emigranten von *P. pyriformis*. Indem ich diese Gallen mit solchen von *P. bursarius* aus der Umgebung von Warschau verglich, bemerkte ich auch einen Unterschied zwischen ihnen. Die Gallen von *P. bursarius* sind fast kugelförmig, mehr holzig und dickwandig, und ihre äußere Oberfläche ist nicht glatt; die sitzenden Gallen von *P. pyriformis* dagegen (welche normalerweise von sackförmiger, häufig birnförmiger Gestalt sind und an den Blattstielen erzeugt werden) sind länglich, häufig bauchig gekrümmt und weniger holzig, und ihre Außenfläche ist mehr glatt als bei den Gallen von *P. bursarius*. Es erweist sich demnach, dass nicht alle sitzenden Gallen auf den Trieben von *Populus nigra* und *P. pyramidalis* der Art *P. bursarius* Licht. angehören, sondern bisweilen auch von *P. pyriformis* Licht. erzeugt werden. *P. bursarius* fehlt in Bjelowesh anscheinend vollständig, wenigstens habe ich diese Art trotz der sorgfältigsten Nachforschungen nicht entdecken können.

Anfang Juli habe ich bereits kleine Kolonien von *P. lactucarius* Pass. auf Salatwurzeln gefunden und in der ersten Hälfte des August waren diese Kolonien bereits recht stark und bestanden hauptsächlich aus Nymphen, zum Teil auch aus geflügelten Sexuparae (dies bezieht sich auf die Wurzeln älterer Salatstauden, während an den Wurzeln ganz junger Stauden um diese Zeit überhaupt keine Läuse zu finden waren). Im August begann ich die Stämme der Pappeln zu untersuchen, vor allem diejenigen der dem

betreffenden Gemüsegarten zunächst wachsenden. In den ersten Tagen des August waren die Sexuparae von *P. filaginis* (*ovato-oblongus*)[55]) vorherrschend, während Sexuparae von *P. ranunculi* (*affinis*) nur selten und in vereinzelten Exemplaren anzutreffen waren. Allein am 18. August (a. St.) erschienen an den Stämmen der Schwarzpappel zahlreiche Sexuparae von *P. ranunculi* (*affinis*) und eine geringe Anzahl Sexuparae von *P. lactucarius*. An demselben Tage nahm ich einige Salatstauden und legte sie auf die Äste einer Pappel nahe vom Stamm. Zuerst setzte ich selbst einen Teil der geflügelten Sexuparae mit der Pinzette auf die Rinde des Pappelstammes; diese geflügelten Läuse versteckten sich meist sofort in Vertiefungen und Risse der Rinde, wo sie auch verblieben, während ein Teil derselben, bevor sie sich verkrochen, einige zeitlang auf dem Stamme herumkrochen, jedenfalls aber den Stamm nicht verließen. Am darauffolgenden Tage hatte die Zahl der geflügelten Sexuparae von *P. lactucarius* auf dem Stamme der Pappel noch zugenommen. Andererseits legte ich am 4. August (a. St.) einige zerbrochene Gallen von *P. pyriformis* mit Läusen an die Basis zweier junger Salatstauden und fand 10 Tage darauf einige Exemplare von ungeflügelten *P. lactucarius* an den Wurzeln dieser Stauden. Dieser letztere Versuch ist natürlich nicht einwandsfrei, indem die Läuse auch auf irgendwelche andere Weise, ohne mein dazutun, hierhergelangt sein konnten, obgleich auf jungen kleinen, d. h. später gepflanzten Salatstauden im allgemeinen keine Läuse anzutreffen waren. Auf Grund meiner obigen Mitteilungen bin ich zu der Überzeugung gelangt, dass *P. lactucarius* eine Übersiedlerform von *P. pyriformis* Licht. darstellt. Die mit Gallen von *P. pyriformis* am reichsten besetzten Schwarz- und Pyramidenpappelbäume standen den Gemüsegärten auch am nächsten.

Was nun den Umstand betrifft, dass Lichtenstein *P. lactucarius* dem *P. bursarius* nahestellte[56]), so wird man vermuten können, dass dieser Autor entweder durch die große Ähnlichkeit der Fühler der geflügelten Sexuparae von *P. lactucarius* mit denjenigen der geflügelten Emigranten von *P. bursarius* irregeführt worden war, oder aber dass er es nicht mit *P. lactucarius* Pass., sondern mit einer anderen Art zu tun gehabt hat, indem er eigentlich *Pemphigus*-Läuse, welche auf *Lonchus*-Wurzeln, nicht aber auf dem Salat (*Lactuca*) gefunden wurden, vor sich hatte. Mir ist es z. B. auch in Bjelowesh noch nicht vorgekommen, Läuse der Gattung *Pemphigus* auf den Wurzeln von *Lonchus* zu finden. Es erweist sich

55) Diese Sexuparae konnten um jene Zeit von ***Filago arvensis*** herüberfliegen, indem diese im Vertrocknen begriffene Pflanze in großer Menge auf den verwilderten Sandwegen des Parkes wuchsen, teils auch von ***Gnaphalium silvaticum***, welches auch in dem Park wächst.

56) Monographie des Pucerons du peuplier. Montpellier 1886, pp. 27—28.

demnach, dass eine Übersiedlerform von *P. bursarius* Licht. noch aufgefunden werden muss.

Wenn man *Pemphigus lactucarius* Pass. für eine Übersiedlerform von *P. pyriformis* ansieht, so wird man folgende verschiedene Formen parthenogenetischer Weibchen von *P. pyriformis-lactucarius* annehmen können. Bei den Fundatrices von *P. pyriformis* sind die Fühler kurz, 4gliedrig und deren letztes Glied etwas kürzer als das vorhergehende, bei den ungeflügelten (Wurzel-) Weibchen von *P. lactucarius* dagegen 5gliedrig; diese Weibchen sind von weißer Farbe und länglicher Gestalt, die Fundatrices von *P. pyriformis* dagegen breit-oval, aufgetrieben und von dunkelgrüner Farbe.

Bei den Emigranten von *P. pyriformis* ist das 3.—6. Fühlerglied mit Ringen versehen, während bei den geflügelten Sexuparae von *P. lactucarius* das 5. und 6. Glied ohne Ringe und nur je mit einer hellen Riechgrube an der Spitze versehen ist. Die Fühler der geflügelten Sexuparae von *P. lactucarius* unterscheiden sich nur unbeträchtlich von den Fühlern der geflügelten Sexuparae von *P. filaginis* (*ovato-oblongus*), und zwar hauptsächlich durch die relative Länge des 3. Gliedes sowie dadurch, dass das letzte Glied bei *P. lactucarius* etwas dünner ist und eine etwas längere Spitze besitzt.

Im Anfang August (a. St.) in Bjelowesh habe ich auf den Stämmen von *Populus nigra* und *pyramidalis* hauptsächlich Sexuparen von *Pemphigus filaginis* gefunden; später und besonders von Mitte August an fanden sich hier auch ziemlich große Sexuparen von *P. ranunculi*; von Mitte August und besonders zu Ende desselben traf ich auch Sexuparen von *P. lactucarius*. Mitte September flogen hauptsächlich *P. filaginis*. — Sexuparen von *P. filaginis* und *lactucarius* verstecken sich in den tiefen Rinden der Risse, dagegen Sexuparen von *P. ranunculi* bleiben mehr außen, in den flachen Rissen und Vertiefungen der Rinde. Die befruchteten Weibchen aller dieser Pemphiginen legen ihre Eier in den Rissen, unter der trockenen Rinde, auch unter Moos.

Wir gehen nunmehr zu den Pemphiginen des Ulmenbaumes über[57]). In seiner ersten Arbeit über „die Lebensgeschichte der auf *Ulmus*

57) Von europäischen Ulmenarten (*Ulmus campestris* und *U. effusa*) sind nachstehende Pemphiginen beschrieben worden: *Schizoneura ulmi* De Geer, *Sch. lanuginosa* Hart., *Colopha compressa* Koch (Gallen auf den Blättern von *Ulmus effusa*), *Tetraneura ulmi* De Geer (deren geflügelte Emigranten bisweilen in der Form *T. caerulescens* Pass. auftreten), *T. pallida* Haliday (= *alba* Ratz., Kessler), *T. rubra* Licht.

Es muss hier auf einige Unterschiede zwischen den Arten der Gattung *Tetraneura* Hart. hingewiesen werden. Die Gallen von *T. pallida* sitzen an der Mittelrippe, am Grunde des Blattes; sie sind halbkugelig oder eiförmig, sitzend (ungestielt) und haarig. Bei den geflügelten Emigranten ist das 6. Fühlerglied etwas länger als das 5., aber kürzer als das 3.; auf den Hinterflügeln finden sich 2 deutliche,

campestris L. vorkommenden Aphidenarten" (Kassel 1878) hatte H. Fr. Kessler den Beobachtungen der vorhergehenden Autoren, De Geer, von Gleichen und Ratzeburg kaum etwas Wesentliches hinzufügen können. Augenscheinlich erst dank dem Einflusse der Arbeiten von J. Lichtenstein u. a., sowie den persönlichen Beziehungen zu diesen Autoren[58]) ergänzte Kessler seine Untersuchungen durch neue, in den Jahren 1878—79 ausgeführte Beobachtungen; und zwar hatte er nunmehr beobachtet, dass gegen das Ende des Sommers neue Mengen geflügelter Weibchen (Sexuparae) auf die Stämme und Äste der Ulmen zurückkehrten und hier rüssellose geschlechtliche Individuen ablegen. Die befruchteten Weibchen legen ihre Eier vorzugsweise an die Rinde der Stämme ab (*Tetraneura ulmi*, *Schizoneura ulmi*) und aus den überwinternden Eiern entwickeln sich im Frühjahr braun gefärbte Fundatrices-Larven, welche durch ihr Saugen an den Blättern die Bildung von Gallen hervorrufen. Wohin aber die geflügelten, aus den Gallen kommenden Weibchen migrieren und wo dieselben ihre Jungen ablegen — diese Fragen konnte Kessler nicht beantworten, trotzdem er zu diesem Zwecke Versuche und Nachforschungen im Freien anstellte[59]).

---

schräge, einzeln entspringende Adern. — Die Gallen von *T. ulmi* sind gestielt. außen glatt, d. h. nicht haarig und sitzen, bisweilen in großer Anzahl, an einer Stelle zwischen den Seitenrippen des Blattes. Bei den geflügelten Emigranten ist das 6. Fühlerglied kürzer als das 5., dem 4. an Länge fast gleich, das 3. Glied das längste (Ähnlichkeit mit den Sexuparen von *T. caerulescens* Pass., welche denn auch auf die Stämme der Ulmen zurückkehren, und Unterschied von *T. zeae-maydis* L. Dufour = *boyeri* Pass., bei welcher Art das 3. Fühlerglied dem 5. an Länge gleichkommt (Passerini, Fr. Löw, G. Del Guercio); auf den Hinterflügeln zwei oder eine deutliche Schrägader. Die Fundatrices haben 3gliedrige Fühler, deren 3. Glied nur selten eine deutliche Zweiteilung aufweist. — Was *Tetraneura rubra* Lichtenstein betrifft, so hat dieser Autor keine Beschreibung von den Fühlern und Flügeln der geflügelten Emigranten gegeben; doch ist, nach Del Guercio, das 3. Fühlerglied dem 5. an Länge gleich, dieses letztere dagegen etwas länger als das 6., es liegt hier also eine Ähnlichkeit mit *T. zeae-maydis* vor. Bei den Fundatrices sind die Fühler 4gliedrig. Die Gallen sind hell himbeerfarben, dünnwandig, blasenförmig, verschrumpft und haarig (Lichtenstein. Les pucerons des ormeaux. Feuille des Jeunes Naturalistes. 1879. — Observations critiques sur les pucerons des ormeaux et les pucerons du terebinthe. Ibidem 1880. — G Del Guercio. Prospetto dell' Aphidofauna Italica. Nuove relazioni della R. Stazione di Entomologia agraria di Firenze. Ser. prima. Nr. 2, 1900, pp. 91).

Ich selbst habe niemals Gallen von *T. rubra* gefunden, welche bis jetzt aus Frankreich, Ungarn und Italien bekannt geworden sind; die Gallen von *T. pallida* sind überaus selten, so dass ich z. B. in der Umgebung von Warschau nur einige Exemplare derselben, in Bjelowesh — nur 2 Exemplare gefunden habe. Sehr gemein und häufig sind die Gallen von *T. ulmi*.

58) Kessler, H. Fr. Neue Beobachtungen und Entdeckungen an den auf *Ulmus campestris* L. vorkommenden Aphidenarten. Bericht d. Ver. f. Naturkunde. Kassel, 26—27, XVII, 1880, p. 58 (2 der Sep.-Ausgabe).

59) Ibid. pp. 19—21, bezüglich *T. ulmi*.

Für *Tetraneura pallida* Hallid. (= *alba* Kessl.), welche behaarte Gallen auf den Blättern von *Ulmus campestris* erzeugt, gab Lichtenstein als Zwischengewächse die Wurzeln von *Mentha arvensis* an, indem er *Rhizobius menthae* Pass. für die Wurzelzwischenformen der genannten Art hielt. Diese Behauptung bedarf indessen noch einer Bestätigung.

Tetraneura rubra Licht. — *T. zea-maydis* L. Dufour = *T. boyeri* Pass. Im Jahre 1882 fand Lichtenstein auf den Wurzeln von *Triticum repens* eine Kolonie von *Tetraneura* (auf Grund des Baues der Flügel geflügelter Individuen), wobei sich diese geflügelten Sexuparae seinen Beobachtungen nach als mit den Pemphiginen übereinstimmend erwiesen, welche vom 1.—15. Juni an aus den roten Gallen auf Ulmenblättern auswandern (*T. rubra* Licht.)[60]). Später vermerkte Lichtenstein *Panicum sanguinale* als Zwischengewächs für die gleiche *Tetraneura*-Art[61]).

Im Jahre 1883 beobachtete der ungarische Entomologe G. Horvath[62]) die Übersiedelung geflügelter Sexuparen auf die Äste und Stämme von Ulmen und bestimmte dieselben als *Pemphigus zeae-maydis* L. Dufour. Seine diesbezüglichen Beobachtungen legte Horvath in folgender Weise dar: „Le Pemphigus des racines des maïs émigre de cet habitat souterrain au tronc des ormeaux, mais j'ignore ce qu'il devient après"[63]). Von dieser Bemerkung Horvath's angeregt, beschloss Lichtenstein, festzustellen, welchem von den Gallenerzeugern auf den Ulmen *P. zeae-maydis* entsprechen könne. Er versuchte zuerst auf den Wurzeln des Mais die Nachkommenschaft geflügelter *Pemphigus* (*Tetraneura*) *pallidus* aufzuziehen, allein keine einzige von denselben abgelegte Larve ließ sich hier fest nieder. Dafür gelang der Versuch in bezug auf *Tetraneura ulmi*, allein Lichtenstein fand anfangs keine Ähnlichkeit zwischen *P. zeae-maydis* und *T. ulmi*[64]), und begann erst später *P. zeae-maydis* (= *boyeri* Pass.) für die Wurzelzwischenform von *T. ulmi* anzusehen[65]).

Den hier mitgeteilten Beobachtungen und Schlussfolgerungen von Lichtenstein sowie von Horvath haftet jedoch der Nachteil an, dass diese Autoren dem zwischen der aus den Gallen migrierenden Form von *T. ulmi* und der geflügelten Form von *P. zeae-maydis* bestehenden Unterschied zu wenig Beachtung schenkten, was denn

60) Les migrations du Puceron des galles rouges de l'ormeau champêtre (*Tetraneura rubra* Licht.) Compt. rend. t. 95, 1882, p. 1171—1173.

61) Notes aphidologiques. Ann. Soc. Entom. France (6), t. 4, Bull., pp. CXXII—CXXIII.

62) Sur les migrations des pucerons. Revue d'Entom., t. 2.

63) Lichtenstein, J. Les migrations des pucerons confirmées. Compt. rend. t. 97, 1883, p. 196.

64) Compt. rend. t. 97, 1883, p. 199.

65) Ibid. p. 1572.

auch Anlass zu gewissen Zweifeln gibt. Als auf ein solches unterscheidendes Merkmal habe ich im Jahre 1895 auf die Anwesenheit von sogen. Safthöckern bei den geflügelten *P. zeae-maydis* hingewiesen[66]). Außerdem geben auch Löw für *P. zeae-maydis*[67]) und Passerini für *P. boyeri* an, dass bei den geflügelten Individuen das 3. Fühlerglied dem 5. an Länge gleichkommt[68]), während sowohl Kessler[69]) wie auch ich[70]) für *T. ulmi* angaben, dass hier das 3. Fühlerglied länger als das 5. ist.

In Anbetracht dieser Umstände ist es unmöglich, *Tetraneura zeae-maydis* L. Dufour (= *boyeri* Pass.) als die Übersiedlerform von *T. ulmi* De Geer anzusehen, wie dies G. Horvath, J. Lichtenstein und gleich nach ihnen auch ich (1896, 1901) getan haben. Man wird im Gegenteil, auf Grund der Ähnlichkeit im Bau der Fühler bei den geflügelten Emigranten von *T. rubra* Licht. (nach den Angaben von G. Del Guercio, 1903) einerseits und den geflügelten Sexuparen von *T. zeae-maydis* (*boyeri*) (nach den Angaben von Fr. Löw, 1877 und Passerini, 1863) andererseits, mit unzweifelhafter Bestimmtheit behaupten können, dass *T. zeae-maydis* nichts anderes darstellt als eine Übersiedlerform von *T. rubra.* Zugunsten dieser Annahme spricht u. a. auch der Umstand, dass da, wo Gallen von *T. rubra* gefunden wurden, auch *T. zeae-maydis* konstatiert wurde (in Frankreich von Lichtenstein, in Ungarn von G. Horvath und in Italien von G. Del Guercio, 1903 und Passerini), und umgekehrt, indem ich wenigstens, sowohl in der Umgebung von Warschau, als auch an anderen Orten, weder *T. rubra* noch *T. zeae-maydis* angetroffen habe.

Während ihrer Beobachtungen über *P. zeae-maydis* auf den Wurzeln von Gramineen bemerkten Lichtenstein und Horvath, dass nicht alle diese auf den Wurzeln lebenden Pflanzenläuse sich zum Herbst in geflügelte Sexuparae-Weibchen verwandeln und davonfliegen, sondern dass im Gegenteil ein beträchtlicher Teil derselben auf eben diesen Gramineenwurzeln in Gestalt ungeflügelter parthenogenetischer Weibchen zurückbleibt und dort auch überwintert. So fand z. B. Lichtenstein noch am 10. Dezember lebende Läuse auf den Wurzeln. Lichtenstein[71]) und Horvath[72]) schlossen hieraus

66) Zur Biologie einiger Arten von Pflanzenläusen. Russisch. Warschau, Izv. Univ. 1896, p. 105, 107.

67) Über eine dem Mais schädliche Aphidenart **Pemphigus zeae-maydis** L. Dufour. Zool.-bot. Ges. Wien, Bd. XXVII (7. XI. 1877).

68) Aphididae Italicae. Archivio per la Zoologia. Vol. II, Fasc. 2, 1863, p. 196.

69) Kessler, H. Neue Beobachtungen und Entdeckungen an den auf *Ulmus campestris* L. vorkommenden Aphidenarten. Kassel 1880, p. 9 (65).

70) Mordwilko, A. Zur Biologie einiger Arten von Pflanzenläusen. (Russisch.) Warschau 1896, p. 1a05, 107.

71) Compt. rend. T. 97, 1883, p. 1573.

72) Compt. rend. T. 114, 1892, p. 842.

auf parallel verlaufende Reihen von Generationen bei *P. zeae-maydis*, a) einer ununterbrochenen parthenogenetischen Reihe auf den Wurzeln und b) einer Reihe mit Rückwanderung auf die Hauptgewächse und im nächsten Jahre von hier wiederum auf Gramineenwurzeln. Die Spaltung der beiden Reihen erfolgt auf den Gramineenwurzeln gegen Ende des Sommers und im Anfang des Herbstes.

Tetraneura ulmi De Geer — *T. caerulescens* Pass. Am 14./26. Juli des Jahres 1895 fand ich in einem Garten in der Umgebung von Warschau unter einem Ulmenbaum (*U. campestris*) im Grase eine Menge geflügelter *T. caerulescens*, von welchen der größte Teil bereits Junge abgelegt hatte und nunmehr abgestorben war; einige Exemplare dagegen waren noch am Leben, jedoch mit leerem Abdomen, d. h. ohne Junge. Auf den Ulmenblättern fand ich die von den Läusen zurückgelassenen Gallen, welche an die Gallen von

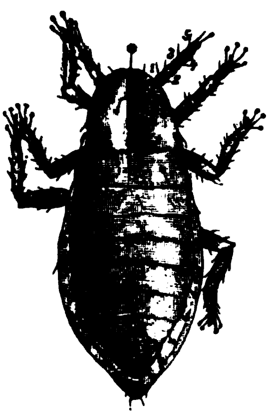
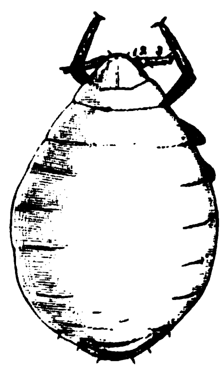

a

Fig. 1 a.

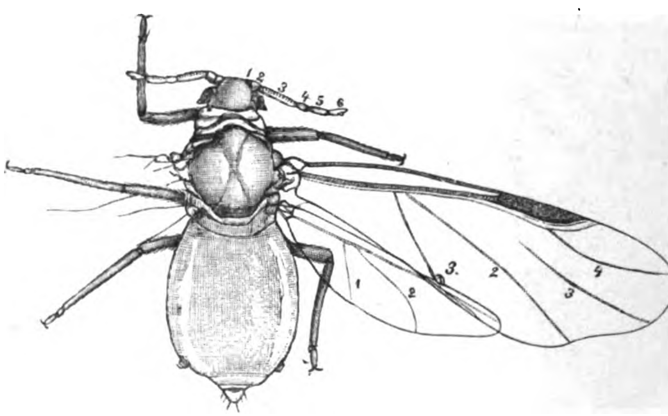
Larve einer Fundatrix (*a*), welche im Begriffe steht, ihre erste Larvenhaut abzuwerfen (Körperlänge 0,68—0,72 mm) und erwachsene Fundatrix (*b*) (bis 2,34 mm Körperlänge) von *T. ulmi* (*caerulescens*).


b

T. ulmi erinnern, ferner Gallen von *Schizoneura ulmi* und *Sch. lanuginosa*. Ich schloss hieraus, dass die von mir angetroffenen geflügelten Weibchen von *T. caerulescens* aus den erwähnten, an die Gallen von *T. ulmi* erinnernden Gallen der Ulme ausgewandert seien. Die von ihnen abgelegten Larven arbeiteten sich offenbar selbständig auf Gramineenwurzeln durch, wozu sie durch passenden Bau des Körpers und der Beine besonders befähigt sind (diese Larven sind klein, dünn, sehr beweglich, und mit ziemlich starken Beinchen ausgestattet). Etwa um dieselbe Zeit fand ich auf den Wurzeln der Stoppeln von Weizen oder Hafer, wie auch auf den Wurzeln von *Agropyrum repens* und noch anderer Gramineen Kolonien von *Tetraneura caerulescens* Pass., welche auf den Wurzeln der Getreidestoppeln hauptsächlich aus Nymphen, zum Teil aber aus geflügelten Sexuparae und verhältnismäßig wenigen ungeflügelten parthenogenetischen Weibchen bestanden. Am 15./27. August war die Stoppel

schon ganz eingetrocknet und es waren bereits keine Läuse mehr an deren Wurzeln zu bemerken, allein auf den Wurzeln verschiedener wildwachsender Gramineen fand ich immer noch Kolonien von *T. caerulescens*. Nymphen fand ich auf Gramineenwurzeln noch Anfang September (Mitte September n. St.), aber später waren sie fast gar nicht mehr anzutreffen, während nur die ungeflügelten Individuen auf den Wurzeln weiter lebten und hier auch überwinterten. Am 21. August (a. St.) des gleichen Jahres fand ich den Stamm der erwähnten Ulme mit Sexuparae von *T. caerulescens* bedeckt, von welchen der größte Teil nach Ablage der Sexualeslarven bereits abgestorben war. Die Sexuparae saßen namentlich am unteren Teil des Stammes sehr dicht, wohin sie immer noch von oben

Fig. 1 b.



Geflügeltes, aus Gallen migrierendes Weibchen von *Pemphigus ulmi* De Geer, Form *caerulescens* Pass.; auf dem hinteren Abschnitt des Hinterleibes sind die sogen. Safthöckerchen zu sehen (statt 5 nur 3 Punktaugen). Länge 1,89—2 mm.

herabkrochen. Sexuparae waren den ganzen September über auf der Ulme zu finden. Die befruchteten Weibchen legten ihre Eier einzeln in tiefe Spalten und Risse ab, besonders aber an solchen Stellen, wo die Rinde etwas vom Stamme absteht[73]).

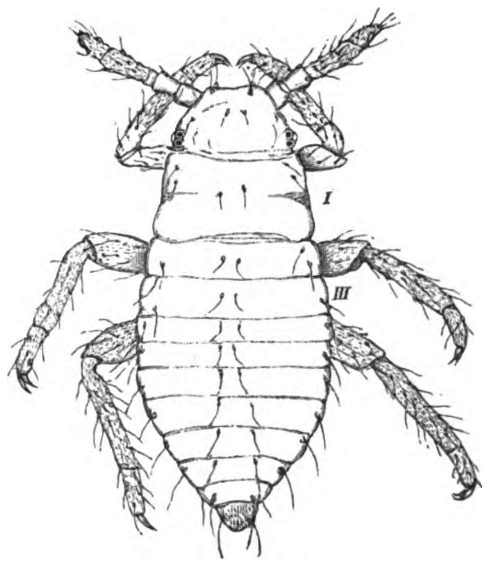
Im nächsten Jahre (1896) beschloss ich, weitere Beobachtungen über das Leben von *T. caerulescens* an derselben Ulme vom frühsten Frühjahr an vorzunehmen. Die Blattknospen öffneten sich am 24. April/6. Mai, und sowohl auf ihnen, wie auch auf den jungen Blättchen saßen bereits zu einigen Exemplaren schwarze, noch nicht gehäutete Larven von Fundatrices. Am 21. Mai/2. Juni waren auf den Blättern bereits ziemlich große Gallen herangewachsen, in deren Innerem man je eine ungeflügelte Fundatrix von fast kugelförmiger

73) Zur Biologie einiger Arten der Pflanzenläuse. (Russisch.) Warschau, Nachrichten der Universität, 1896, pp. 95—104.

Gestalt und olivengrüner Farbe (ohne Safthöckerchen) antreffen konnte, und am 27. Mai/8. Juni fand ich in den Gallen auch von den Fundatrices abgelegte Larven. Am 12./24. Juni hatten die Gallen bereits eine gelblich-weiße Farbe angenommen, sie fingen an, sich zu öffnen und aus ihnen begannen geflügelte Weibchen von *T. caerulescens* auszuschlüpfen.

Die Fundatrices von *T. caerulescens* sehen den Fundatrices von *T. ulmi* im allgemeinen sehr ähnlich, aber die geflügelten migrierenden Weibchen beider Formen unterscheiden sich sehr auffallend voneinander. Bei den geflügelten *T. caerulescens* sind auf dem Hinterleib deutliche Safthöcker zu sehen, welche bereits bei den Larven mit den fortschreitenden Häutungen auftreten, bei den geflügelten *T. ulmi* dagegen fehlen solche Safthöcker (bei Larven und Nymphen hingegen nur ausnahmsweise); die geflügelten *T. caerulescens* besitzen 5 Punktaugen, indem sie auf der Stirne nicht ein unpaares Punktauge tragen, wie *T. ulmi*, sondern deren 3, wovon eines auf der Mitte der Stirne liegt, während die 2 übrigen etwas weiter vorne vor der Insertionsstelle der Fühler liegen. An den Fühlern ist hingegen kein wesentlicher Unterschied zu bemerken, besonders wenn man individuelle Schwankungen in Betracht zieht. Das 3. Fühlerglied ist das längste, das 4. dem 6. an Länge fast gleich, bisweilen jedoch etwas größer oder kleiner als dieses letztere; die gleichen Verhältnisse finden wir aber auch bei *T. ulmi* De Geer. Die ungeflügelten Wurzelweibchen von *T. caerulescens* stimmen nach Passerini im allgemeinen mit denjenigen von *P. zeae-maydis* Dufour (= *boyeri* Pass.) überein. Was jedoch die geflügelten Weibchen (Sexuparae) betrifft, so fand Passerini, dass bei *T. caerulescens* das 3. Fühlerglied deutlich größer als das 5. ist, bei *P. boyeri* dagegen — fast ebensolang wie dieses letztere. Wir wissen bis jetzt

Fig. 1 c.



Von einem geflügelten Weibchen von *T. ulmi* De Geer abgelegte, noch nicht gehäutete Larve. Körperlänge etwa 1 mm.

noch nicht, ob die geflügelten Sexuparen von *P. zeae-maydis* 5 einfache Augen besitzen, wie *T. caerulescens*, oder aber nur 3.

Es verdient Interesse, dass auf der von mir erwähnten Ulme in den Jahren 1895 und 1896 Gallen mit geflügelten *T. caerulescens* angetroffen wurden, während ich im Jahre 1892 auf demselben Baume Gallen von *T. ulmi* sammelte, ebenso auch Mitte (Ende n. St.) Juni des Jahres 1902, wo ich den Unterschieden zwischen *T. ulmi* und *T. caerulescens* bereits besondere Aufmerksamkeit schenkte. Die Form *T. caerulescens* ist in Gallen überhaupt sehr selten. Bloß in einigen wenigen Gallen fanden sich je 1 oder 2 Larven, nach der 1. oder 2. Häutung und mit Safthöckerchen. Wahrscheinlich

Fig. 1 d_1.

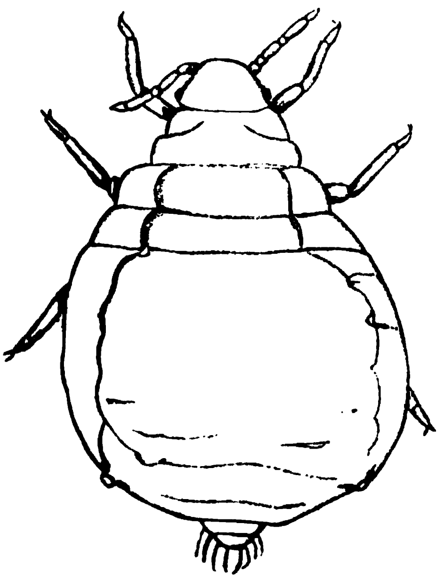


Fig. 1 d_2.

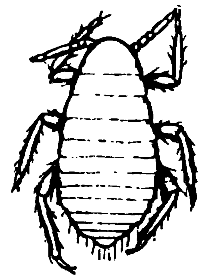


Fig. 1 d_1. Erwachsenes ungeflügeltes Übersiedlerweibchen von *P. caerulescens* (Form mit 6gliedrigen Fühlern und zahlreich-facettierten Augen; Körperlänge etwa 2,5 mm) und deren Larve (Fig. 1 d_2) (Körperlänge etwa 0.9 mm).

gelangt die Form *T. caerulescens* auf den Ulmenblättern in Abhängigkeit von irgendwelchen äußeren Einflüssen auf die Existenzbedingungen zur Entwickelung. Die auf die Ulme zurückkehrenden Sexuparae erweisen sich überhaupt als zu der Form *T. caerulescens* gehörend. Diesen Umstand hat auch Cholodkovsky hervorgehoben, welcher gleich nach mir den erwähnten Unterschieden Aufmerksamkeit schenkte. Auf einer Ulme in der Umgebung St. Petersburgs beobachtete dieser Autor im Sommer geflügelte *T. ulmi*, während die zurückkehrenden Sexuparae zu *T. caerulescens* gehörten, wovon auch ich mich, auf Grund der im Jahre 1900 von Prof. Cholodkovsky mir freundlichst zugesandten Exemplare, überzeugen konnte.

Es unterliegt demnach keinem Zweifel, dass die Formen *T. ulmi* und *T. caerulescens* ein und derselben Art angehören; aus diesem Grunde würde sich *T. ulmi* an den Wurzeln von Gramineen in eine ziemlich abweichende Form, *T. caerulescens*, verwandeln. Zugunsten dieser Annahme spricht auch noch der Umstand, dass auf die Stämme von Ulmen vom August (seltener von Mitte Juli a. St.) an geflügelte Sexuparae ausschließlich in der *caerulescens*-Form zurückkehren. Was die sogen. Safthöckerchen betrifft, so hat Cholodkovsky nachgewiesen, dass die *T. ulmi* sich auf den Wurzeln von Gramineen zu einer Form mit Safthöckern umwandeln, indem es sich bei seinen Versuchen mit der Aufzucht der Nachkommenschaft aus Gallen stammender geflügelter *T. ulmi* auf den Wurzeln der Graminee *Aira caespitosa* herausstellte, dass die Larven mit fortschreitenden Häutungen auch Safthöcker erwarben[74]). Andererseits habe ich selbst bei genauer Durchmusterung der gesamten Bewohner zweifelloser Gallen von *T. ulmi* (nach geflügelten Individuen) bei den Larven nach deren 1. und 2. (Nymphen) Häutung bisweilen Safthöcker beobachtet (z. B. bei einer oder 2 Larven oder Nymphen auf eine ganze Galle und auch dann bei weitem nicht in allen Gallen), während alle geflügelten Weibchen sich als typische *T. ulmi* erwiesen. Es unterliegt demnach wohl kaum einem Zweifel, dass die Sexuparae von *T. ulmi* sich von den aus den Gallen emigrierenden Weibchen durch den Besitz von dorsalen Höckerchen und von 5 Punktaugen unterscheiden. *T. caerulescens* habe ich auf den Wurzeln derjenigen Gramineen gefunden, auf welchen Passerini *T. boyeri* (d. h. *zeae-maydis*) gefunden hatte.

Endlich hat Cholodkovsky[75]) die Wurzellaus *Schizoneura fodiens* Buct., welche im Sommer auf den Wurzeln der schwarzen Johannisbeere (*Ribes nigrum*) lebt, als eine Zwischenform von *Sch. ulmi* L. erklärt, was schon früher von J. Lichtenstein zugegeben worden war. Zur endgültigen Aufklärung dieser Frage müssen noch Versuche mit der Aufzucht der Nachkommenschaft migrierender Weibchen von *Sch. ulmi* auf den Wurzeln von *Ribes nigrum* angestellt werden.

Außer verschiedenen Pemphiginen von den Pappeln und Ulmen bleibt auch noch der Generationszyklus der *Fraxinus*-Pemphiginen

---

74) Passerini fand *P. boyeri* (im Juni bis Dezember) auf den Wurzeln folgender Gewächse: *Zea mays, Sorghum saccharatum, S. vulgare* u. a., *Panicum grus-galli, Oryza montana, Eragrostis megastachya, Lolium perenne, Coix lacryma, Cynodon dactylom* u. s. w., *T. caerulescens* dagegen im Herbst auf den Wurzeln von *Eragrostis megastachya*. Ich selbst habe *T. caerulescens* auf den Wurzeln von *Avena sativa, Eragrostis elegans, Lolium perenne, Panicum grus-galli* und anderen Gramineen gefunden, welche ich nicht bestimmen konnte; Cholodkovsky gibt, augenscheinlich für die gleiche Form, *Aira caespitosa* als Zwischengewächs an.

75) Zur Frage über den Lebenszyklus der Ulmenläuse. (Russisch.) Horae Soc. Entom. Ross., t. 31, 1897, pp. LXXIII—LXXVII (auch: Zool. Anz. Nr. 520, 1896).

aufzuklären (*Pemphigus nidificus* Löw faltet Blätter, *P. bumeliae* Schr. saugt auf der zarten Rinde der Stämme, so z. B. an verheilenden Stellen von Rissen, migriert im Juni), ebenso auch derjenige von *Pemphigus xylostei* De Geer auf einigen *Lonicera*-Arten (rollt die Blätter röhrenförmig zusammen), von *Schizoneura réaumuri* Kalt. (an den Spitzen junger Triebe der Linde) und von *Sch. tremuli* De Geer (an den Spitzen junger Triebe von *Populus canescens*) u. a. m.

Verhältnismäßig gut erforscht ist die zyklische Fortpflanzung von *Schizoneura corni* Fabr.

Im Jahre 1877 erhielt Lichtenstein, indem er im Herbst Kolonien ungeflügelter Läuse an den Wurzeln der Graminee *Holcus* in Glasröhrchen aufzog, endlich geflügelte, mit den Sexuparen von *Schizoneura corni* übereinstimmende Weibchen, welch letztere Art um diese Zeit unter den Blättern des roten Hartriegels (*Cornus sanguinea*) anzutreffen war. Hieraus schloss Lichtenstein, dass die im Herbst auftretenden geflügelten Weibchen von *Sch. corni* eben mit jenen geflügelten Weibchen identisch sind, welche auf den Wurzeln von *Holcus* und anderen Gramineen zur Entwickelung gelangen. Um jene Zeit nahm der genannte Autor an, dass die geschlechtlichen Individuen von *Sch. corni* gleichzeitig mit den Blättern zur Erde fallen[76]). Im Jahre 1880 jedoch sprach Lichtenstein bereits folgende Ansicht über die zyklische Fortpflanzung von *Sch. corni* aus: *Anoecia corni* Koch repräsentiert die Fundatrices und die erste geflügelte Generation von *Sch. corni* Fabr., *Amycla fuscifrons* Koch — deren geflügelte Herbstgeneration[77]). Im gegebenen Falle hielt Lichtenstein *Amycla fuscifrons* Koch unberechtigterweise für die Wurzelgeneration von *Sch. corni*, da *A. fuscifrons*, worauf bereits Passerini hingewiesen hatte, nur ein Synonym von *Tetraneura boyeri* Pass. (= *zeae-maydis* Dufour) ist[78]).

Im Jahre 1880 beschrieb H. Kessler das Schicksal von *Sch. corni* auf dem Hartriegel während des Frühjahres und Herbstes. Im Frühjahr sollen nach seinen Beobachtungen 3 Generationen zur Entwickelung gelangen: 1. Fundatrices, 2. ungeflügelte und geflügelte parthenogenetische Weibchen und 3. geflügelte migrierende Weibchen. Allein es war Kessler nicht gelungen, das entsprechende Zwischengewächse zu finden[79]). Erst im Jahre 1889 identifizierte Osborn

76) Sur la migration du Puceron du cornouiller et sur sa reproduction. Compt. rend. t. 85, 1877, pp. 898—899, 1206.

77) Notes on Gall-making Pemphiginae from France. Amer. Entom., Vol. 3, 1880, p. 178.

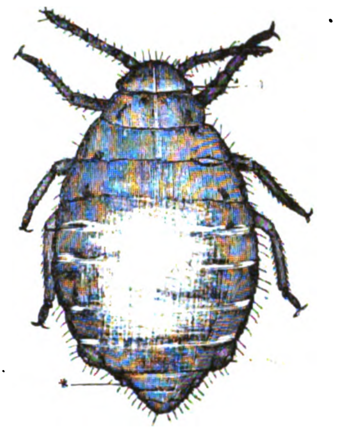
78) Passerini, J. Aphididae Italicae. Archivo per la Zoologia. Vol. 2, Fasc. 2, 1863.

79) Die Entwickelungs- und Lebensgeschichte von *Schizoneura corni* Fabr. XXIX. u. XXX. Jahresbericht des Vereins für Naturkunde zu Kassel. 1883.

die Wurzelläuse *Sch. venusta* Pass. mit *Sch. corni* Fabr.[80]). Späterhin (1895) wurde dies auch von mir in der Weise konstatiert, dass ich Mitte (Ende n. St.) August geflügelte Sexuparae von *venusta* auf die Blätter des roten Hartriegels (*Cornus sanguinea*) überführte, wo sie sich wie die Sexuparae von *corni* verhielten, d. h. saugten und eine zweigeschlechtige Generation ablegten[81]). Hierauf war ich bemüht, das Schicksal von *Sch. corni* möglichst genau zu erforschen.

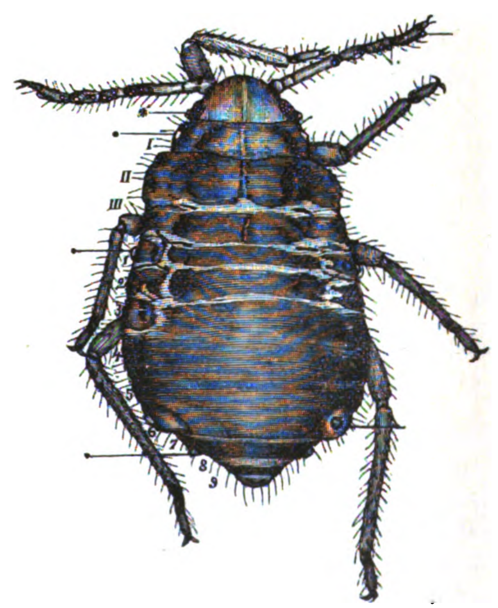
Nach meinen Beobachtungen besteht bisweilen schon die ganze zweite Frühjahrsgeneration aus geflügelten Weibchen, welche denn auch migrieren. Allein auf anderen, besonders zarten und an schattigen Stellen wachsenden Exemplaren des Hartriegels entwickelt sich nur ein Teil der Larven der 2. Generation (d. h. der von den Fundatrices abgelegten Larven) zu ungeflügelten, sich von den Fundatrices etwas unterscheidenden Weibchen, welche namentlich durch ihre 6-

Fig. 2 a.



Fundatrix von *Schizoneura corni* Fabr. mit 5gliedrigen Fühlern und 3facettierten Augen. Körperlänge bis zu 1,66—2,25 mm.

Fig. 2 b.



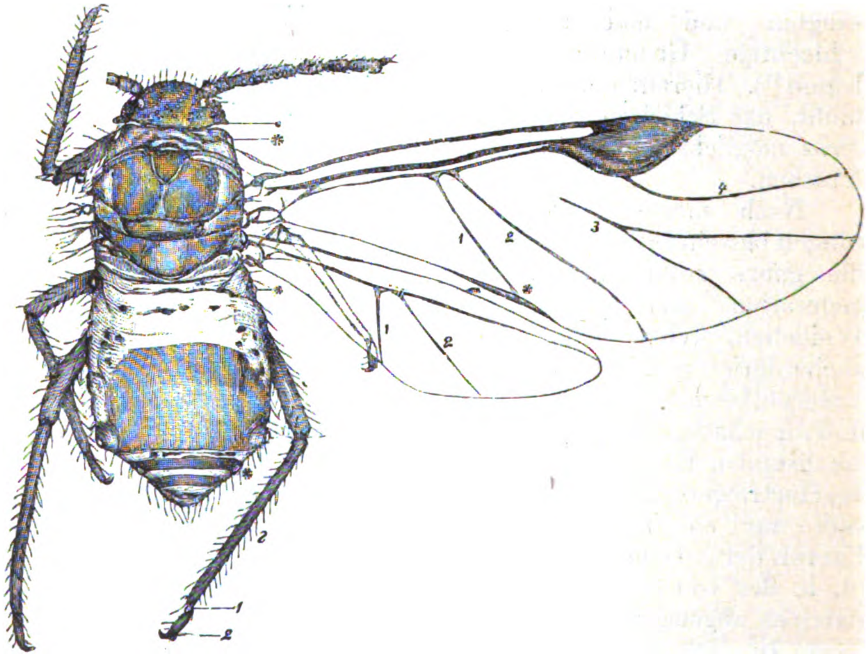
Ungeflügeltes parthenogenetisches Weibchen der 2. Generation von *Schizoneura corni* mit 6gliedrigen Fühlern und zahlreich facettierten Augen. Körperbis zu 2 mm.

80) On the identity of *Schizoneura panicola* Thomas (= *fungicola* Walsch = *venusta* Pass.) und *Sch. corni* Fabr. Insect life. Nr. 4, Okt. 1889, p. 108.

81) Zur Biologie einiger Pflanzenlausarten. (Russisch.) Warschau, Nachr. Univ. 1896, pp. 67—94.

gliedrigen Fühler, die reich facettierten Augen und verhältnismäßig lange Beine ausgezeichnet sind (bei den Fundatrices sind die Fühler 5gliedrig, die Augen besitzen nur 3 Facetten). Bisweilen kann man geflügelte Weibchen, namentlich an schattigen Stellen, bis zur Hälfte des Juli (a. St.) antreffen (Umgebung von Warschau), d. h. fast bis zu dem Zeitpunkt, wo die geflügelten Sexuparae auf den Hartriegel zurückzukehren beginnen. Ich habe jedoch nicht feststellen können, ob im Juli, zum Beschluss einer

Fig. 2 c.

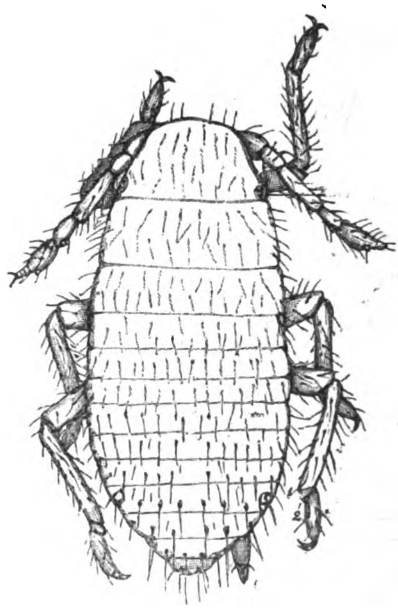


Geflügeltes migrierendes Weibchen von *Schizoneura corni* mit trapezförmigem Fleck auf dem Hinterleibe. Körperlänge 2,05—2,5 mm.

ununterbrochenen Reihe von Generationen von *Sch. corni* auf dem Hartriegel auch Sexuparae auftreten. Letztere entwickeln sich augenscheinlich ausschließlich auf den Wurzeln von Gramineen. Geflügelte Weibchen (und auch Nymphen) finden sich auf dem Hartriegel in zwei untereinander ziemlich verschiedenen Formen: a) einer größeren, mit grünlich-weißem oder weißlich-aschgrauem Hinterleib, welcher oben einen großen trapezförmigen schwarzen oder schwarzbraunen Fleck aufweist und b) eine kleinere Form, mit grünem Hinterleib ohne Fleck und mit kürzeren Fühlern. Die Nymphen der ersteren Form sind von grau-brauner, diejenigen der zweiten Form

von grüner Färbung und kleiner. Beide Formen werden in ein und denselben Kolonien angetroffen, wobei die eine oder die andere vorwiegen kann, oder aber es ist nur die eine Art allein in der Kolonie anzutreffen. Derartige Beziehungen können sowohl im Frühjahr wie auch im Sommer beobachtet werden (in Bjelowesh habe ich nur die erstere Form gefunden). Es ist mir einstweilen noch nicht gelungen, festzustellen, ob die geflügelten Weibchen Junge auf dem Hartriegel ablegen (und zwar auf dessen Triebe oder unter die Blätter, wo sie hier und da einzeln sitzen), oder ob sie alle, nachdem sie ihre volle Entwickelung erlangt haben, den Hartriegel verlassen und auf Gramineen überfliegen; letzteres erscheint mir jedoch wahrscheinlicher. Die Migration von den Hartriegelarten beginnt, wenigstens in der Umgebung von Warschau, schon im Mai.

Fig. 2 d.



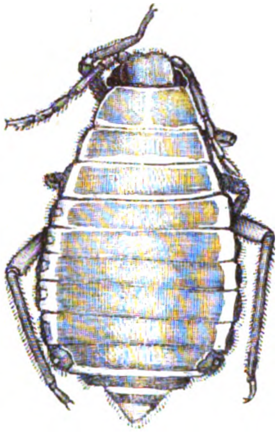
Noch nicht gehäutete, von einer Emigrantin von *Sch. corni* abgelegte Larve. Körperlänge 0,85 mm.

Im Jahre 1896 fand ich soeben erst auf Gramineenwurzeln herübergeflogene Weibchen von *Schizoneura corni* zuerst am 21. Juni (3. Juli n. St.) und zwar auf *Triticum intermedium*, nahe an der Erdoberfläche (in der Umgebung Warschaus), allein nur solche mit trapezförmigem Fleck auf dem Hinterleibe. Diese geflügelten Weibchen saßen einzeln und zu zweien auf jeder Pflanze; ihr Hinterleib war stark aufgetrieben, augenscheinlich infolge des Saugens auf neuen Nährpflanzen. Um die angegebene Zeit herum hatten sie bereits einen Teil ihrer Jungen abgelegt. An demselben Tage verbrachte ich eine Pflanze von *Triticum caninum* mit einigen geflügelten grünen Weibchen von *Sch. corni* in ein Reagenzglas. Nach 4 Tagen konnte ich mich davon überzeugen, dass diese geflügelten Weibchen nicht nur saugten, sondern auch mehrere Larven abgelegt hatten; allein es war auch zu bemerken, dass das den Läusen von mir aufs Geratewohl angebotene Gewächs nicht ganz passend für dieselben war, indem mehrere derselben statt zu saugen, herumkrochen.

Auf den Gramineenwurzeln gelangen mehrere parthenogenetische

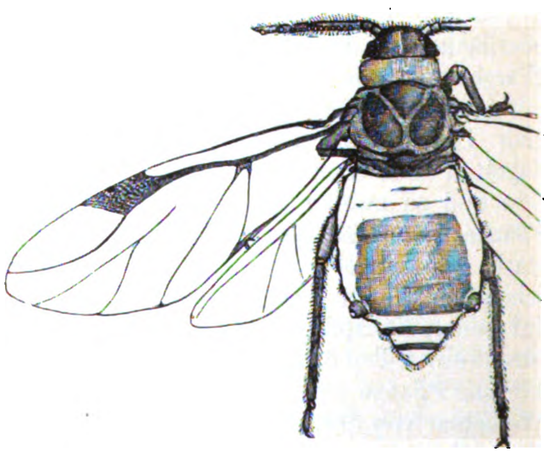
Generationen von *Sch. corni* zur Entwickelung. Dabei überwiegen Anfang Sommer in den Kolonien die ungeflügelten Weibchen. So fand ich z. B. Ende Juni (a. St.) des Jahres 1895 in der Umgebung von Warschau Kolonien, welche hauptsächlich aus ungeflügelten Weibchen, und nur zum geringsten Teil aus Nymphen und geflügelten Weibchen bestanden. Da die geflügelten Sexuparae erst von Mitte Juli (a. St.) an unter den Blättern des Hartriegels zu erscheinen beginnen, so sind die Ende Juni (a. St.) auf den Gramineenwurzeln zur Entwickelung gelangenden geflügelten Weibchen offenbar einfach parthenogenetische Weibchen, welche an den Wurzeln der gleichen oder anderer Gramineen Junge ablegen werden. Anfang August (a. St.) des Jahres 1907 fand ich in Bjelowesh an den Wurzeln von Gramineen Kolonien von *Sch. venusta*, bestehend aus erwachsenen und jungen ungeflügelten parthenogenetischen Weibchen, Nymphen von Sexuparae und geflügelten Sexuparae (letztere verlassen nach erlangter Entwickelung die Gramineenwurzeln und fliegen unter die Blätter des Hartriegels, wo sie um die genannte Zeit zusammen mit von ihnen abgelegten Sexualeslarven in ziemlich beträchtlicher Anzahl anzutreffen sind), aber bisweilen auch eines, zwei oder selbst drei gewöhnlicher geflügelter parthenogenetischer Weibchen (d. h. Nichtsexuparen), welch letztere einen sehr angeschwollenen Hinterleib hatten und offenbar nicht mehr imstande waren, die Grami-

Fig. 2 e_1.



Ungeflügelte weibliche Wurzellaus von *Sch. corni* (d. h. die Form *venusta* Pass.). Körperl. 2,5 mm.

Fig. 2 e_2.



Geflügeltes parthenogenetisches Weibchen von *Schizoneura venusta* Pass. (d. h. die Übersiedlerform von *Sch. corni* Fabr.). Körperlänge 2—2,5 mm.

neenwurzeln zu verlassen. Einige von diesen Weibchen verschloss ich in ein Reagenzglas mit einem abgestutzten und sorgfältig von anderen Pflanzenläusen gesäuberten Gramineenbüschel; nach einigen Tagen (4.—12. August) fand ich bereits eine beträchtliche Anzahl von diesen Weibchen abgelegter und zum Teil schon herangewachsener weißer Larven von parthenogenetischen Weibchen, welche gleich ihren Müttern an den Wurzeln saugten [82]). Als ich Ende Juni (a. St.) geflügelte Weibchen von *venusta* von den Wurzeln auf Blätter des Hartriegels unter Glasglocken setzte, so wollten die Läuse nicht unter den Blättern saugen, sondern krochen auseinander. Im August dagegen gelingt der Versuch mit dem Überführen geflügelter Sexuparae unter die Blätter des Hartriegels. Was nun die ungeflügelten Wurzelläuse von *venusta* betrifft, so saugen dieselben überhaupt nicht unter den Blättern des Hartriegels, obgleich einmal (Ende Juni a. St. d. Jahres 1895) einige Exemplare derselben an den Zweigen eines in eine Flasche mit Wasser gestellten Hartriegels fast bis an die Wasseroberfläche herabkrochen und hier einige Zeit über saugten. Die flügellosen Wurzelweibchen, welche den flügellosen Weibchen der 2. und der nachfolgenden Generationen auf dem Hartriegel überhaupt sehr ähnlich sehen, sind aber meist von nicht so einförmiger Färbung sind, wie diese letzteren: bei ihnen sind der Kopf, drei Streifen auf der Brust, ein großer, fast viereckiger Fleck auf den ersten sechs Hinterleibssegmenten, zwei hintere Streifen und Flecken auf den Seiten der Mittel- und Hinterbrust, sowie der Hinterleibssegmente bis zu den Safthöckerchen, von schwarzer oder dunkelbrauner, schwach glänzender Farbe, der übrige Körper dagegen hellgelblich gefärbt; die meisten jüngeren Exemplare hingegen sind durchgehends blass grünlichgelb gefärbt. Die geflügelten, auf den Wurzeln zur Entwickelung gelangenden Individuen wurden dagegen bis jetzt nur in einer Form beobachtet, und zwar mit dem großen trapezförmigen Fleck auf dem Hinterleibe.

Die geflügelten Sexuparae verlassen nach beendeter Entwickelung die unterirdischen Teile der Gramineen und fliegen auf den Hartriegel über, wo sie unter den Blättern zu saugen beginnen und Weibchen und Männchen hervorbringen; auf den Wurzeln werden letztere nicht produziert. Die Sexuparae erscheinen zuerst auf frühzeitig eintrocknenden Gewächsen, z. B. auf den Wurzeln geernteter Kulturgramineen, während sie auf frischen Gewächsen verhältnismäßig spät auftreten, etwa im August oder September.

---

82) Die Larven der parthenogenetischen Weibchen können schon ihrer Färbung nach auf den ersten Blick von den Larven der geschlechtlichen Individuen unterschieden werden. Die Larven der Männchen sind bräunlich, die Larven der geschlechtlichen Weibchen von wässerig-weißer Farbe mit dunklem Fleck auf der Oberseite des Hinterleibes, die Larven der parthenogenetischen Weibchen dagegen rein weiß.

Die Sexuparae erscheinen bisweilen schon von Mitte Juli (a. St.) an unter den Blättern des Hartriegels. Hier bringen sie Larven geschlechtlicher Individuen hervor; diese Individuen beginnen zu saugen, häuten sich viermal und werden dann geschlechtsreif. Die geschlechtlichen Weibchen sind ungeflügelt, von geringer Größe. Das Männchen ist gelblichbraun, dünn, 0,90 mm lang, mit 5gliedrigen Fühlern, zahlreich facettierten Augen; Safthöckerchen sind gar nicht zu sehen. Das Weibchen ist 1,18 mm lang, von blassgelber Farbe, auf der Dorsalseite mit einem graugrünen ovalen Fleck; statt der Safthöckerchen nur braune Ränder derselben; die Augen mit 3 Facetten, die Fühler 5gliedrig. Die befruchteten Weibchen legen ihre Eier in die Vertiefungen und Risse der Rinde von Zweigen und Stämmen ab, ebenso unter der abblätternden Rinde.

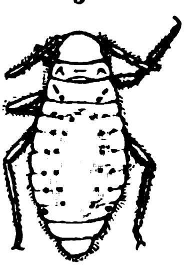
Als Zwischengewächse dienen für *Schizoneura corni* folgende Gramineenarten: *Avena sativa*, *Triticum intermedium*, *Tr. vulgare*,

a



Fig. 2 f.
b Geschlechtliches Weibchen (1,18 mm) und *a* Männchen (0,9 mm) von *Schizoneura corni* Fabr.

b



Setaria viridis, *S. glauca* u. a. m.; *Panicum glabrum*, *Holcus*, *Lolium*, *Eragrostis megastachya* u. s. w. Von den hier aufgezählten Gewächsen sind nur *Holcus* und einige *Lolium*-Arten perennierende Gramineen, die übrigen dagegen 1jährige Gewächse. Die Überwinterung der Übersiedler auf den Wurzeln der Zwischengewächse ist bis jetzt noch nicht beobachtet worden[83]).

Von großem Interesse ist die Fortpflanzung bei *Hormaphis hammamelidis* Fitsch. und bei *Hormaphis spinosa* Schimer, wie sie sich nach den Untersuchungen des amerikanischen Entomologen Th. Pergande darstellt[84]).

Aus den auf *Hammamelis virginica* überwinterten Eiern von *Hormaphis hammamelidis* schlüpfen im Frühjahr Fundatriceslarven aus.

83) Mordwilko, A. Zur Biologie einiger Arten von Pflanzenläusen. (Russisch.) Warschau, Nachr. Univ. 1896, pp. 67—94. — Zur Biologie und Morphologie der Pflanzenläuse. 1. Teil. Horae Soc. Entom. Ross., t. 31, 1897, pp. 285—298 (33 -46 der Separata).

84) The life History of two species of Plant-lice inhabiting both the Witch-Hazel and Birch. Washington 1901.

welche durch ihr Saugen unter den Blättern die Bildung sackförmiger Gallen hervorrufen; die Fundatriceslarven von *Hormaphis spinosa* dagegen rufen die Bildung von Gallen auf den Blütenkospen hervor. Im Innern der Gallen entwickelt sich auch zweite (geflügelte) Generation, welche auf die Blätter der Birke (*Betula nigra*) hinüberfliegt. Hier bringen die geflügelten *Hormaphis*-Weibchen Larven hervor, aus denen sich ungeflügelte Weibchen entwickeln, welche einigermaßen an die Larven von *Aleurodes* erinnern. Diese Weibchen geben einer gleichfalls ungeflügelten Generation ihren Ursprung, allein später entwickeln sich geflügelte Sexuparaeremigranten, welche auf *Hammamelis* überfliegen und hier Larven der geschlechtlichen Individuen ablegen. Die geschlechtlichen Individuen sind mit Rüsseln ver-

Fig. 3 a.

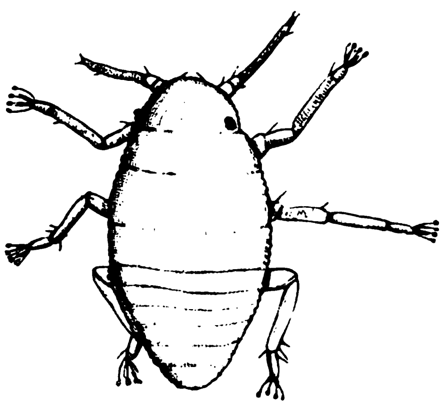


Fig. 3 a. Larve von *Hormaphis (Cerataphis) betulae* Mordw. von der dorsalen Seite. Körperlänge 0,47 mm

Fig. 3 b.

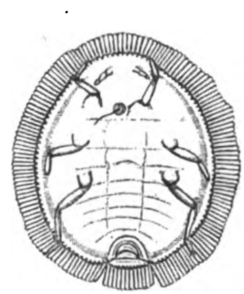


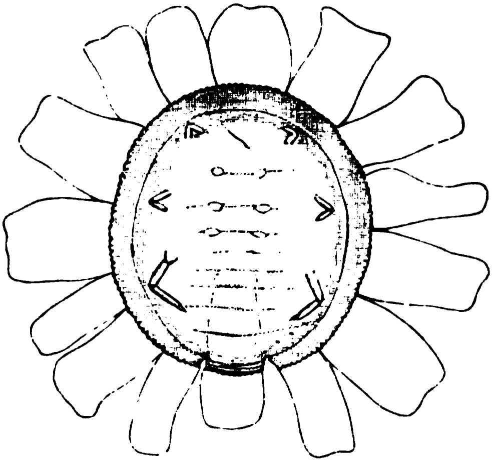
Fig. 3 b. Junges ungeflügeltes parthenogenetisches Weibchen von *Hormaphis betulae* von der ventralen Seite. (Rüssel, Fühler und Beine sind verkürzt zu sehen, die Tarsenteile fallen ab.)

sehen. Die befruchteten Weibchen legen ihre Eier an der Basis der Knospen ab.

Die geflügelten, aus den Gallen migrierenden Weibchen von *H. spinosa* dagegen, fliegen auf die Birke über, legen hier Larven ab, welche überwintern und sich im Frühjahre zu ungeflügelten, *Aleurodes*-ähnlichen Weibchen entwickeln. Letztere geben gleichfalls ungeflügelten Generationen ihren Ursprung, aber schließlich gelangen im Juli geflügelte Sexuparae zur Entwickelung, welche dann auf *Hammamelis* überfliegen; doch entwickeln sich neben diesen auch noch neue ungeflügelte Weibchen. Die auf *Hammamelis* übergeflogenen Sexuparae legen hier Sexuales ab und die befruchteten Weibchen bringen überwinternde Eier hervor.

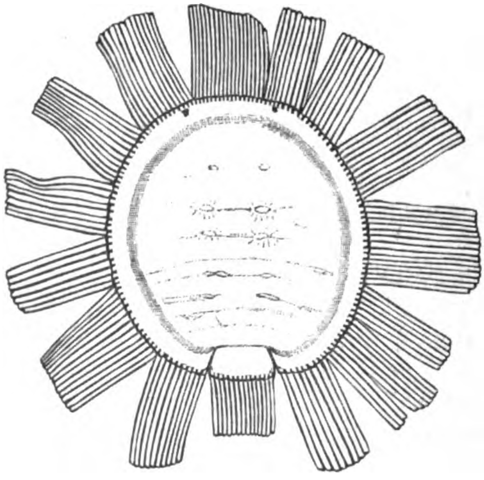
Interesse verdient hier der Umstand, dass in diesem Falle der Strauch *Hammamelis* als Hauptgewächs, die Birke dagegen als

Fig. 3 c.



Erwachsenes ungeflügeltes parthenogenetisches Weibchen von *Hormaphis betulae* von der ventralen Seite. (3 Fühlerglieder sind miteinander verschmolzen, Tarsen fallen ab, Rüssel ist rudimentär.)

Fig. 3 d.



Erwachsenes ungeflügeltes parthenogenetisches Weibchen von *Hormaphis betulae* von der dorsalen Seite. (Auf besonderen Höckerchen sitzende Wachsröhrchen; vorne sind Rudimente der Augen zu sehen.) Länge 1,37 mm.

Zwischengewächs fungiert. Der Generationszyklus von *Hormaphis hammamelidis* erinnert an den Zyklus der migrierenden Pflanzenläuse aus der Unterfamilie der Pemphiginae, während der Generationszyklus von *H. spinosa* zum Teil an den Zyklus der *Pemphigus*-Arten von der Pistazie oder der von der Fichte migrierenden *Chermes*-Arten erinnert.

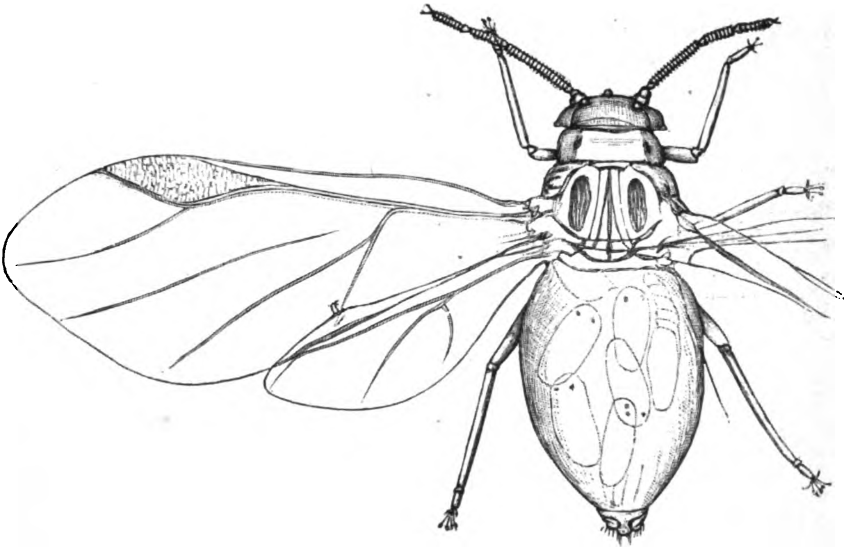
Unter den Blättern kleiner Birken, namentlich von *Betula verrucosa*, aber auch von *B. pubescens* und *B. alba* in den Wäldern der Gouvernements Wolhynien, Warschau, Lomsha[85]), Minsk und Pskov fand ich Pflanzenläuse, welche mit den soeben beschriebenen Arten Ähnlichkeit hatten. Diese Läuse habe ich auf die Gattung *Ceratáphis* Licht. (= *Hormaphis* Osten Sacken) bezogen und *C. betulae* benannt. Meiner Ansicht nach unterscheiden sich die beiden

85) Vgl. Zur Biologie und Morphologie der Pflanzenläuse. 2. Teil, 1901, pp. 366—367 (289—290 der Separata) und 973—976 (896—899 der Separata).

von Pergande beschriebenen Pflanzenlausarten weder untereinander noch auch von *H. betulae* in genügendem Maße, um dieselben verschiedenen Gattungen zuzuzählen. So vermute ich z. B., dass auch die geflügelten *Hormaphis*, gleich meinen *H. betulae*, 5gliedrige und nicht 3gliedrige Fühler besitzen, wie dies von Pergande angegeben wird.

Ungeflügelte, *Aleurodes*-ähnliche Weibchen von *H. betulae* und deren Larven von verschiedener Größe, habe ich fast gleichzeitig mit Nymphen (letztere meist gruppenweise und selten) von Juni

Fig. 3 e.



Geflügeltes parthenogenetisches Weibchen (Sexupara?) von *Hormaphis betulae* mit 5gliedrigen Fühlern. 1,68 mm Länge.

bis September gefunden. Einstweilen habe ich jedoch nicht verfolgen können, wohin die geflügelten Weibchen von der Unterseite der Blätter fliegen[86]).

86) Diese Pflanzenläuse können nicht ohne Zögern der Unterfamilie der Pemphiginae zugezählt werden, indem das Hinterleibsende der geflügelten Individuen bei ihnen denselben Bau aufweist, wie in der Gruppe der Callipterina, Unterf. der Aphidinae; in allen anderen Beziehungen stimmen sie im allgemeinen mit den Pemphiginen überein.

Was die Beziehungen von *H. betulae* zu *Hormaphis betulinus* Horv. betrifft, so sind die Fühler, welche bei den Larven 3gliedrig sind, bei den ungeflügelten Weibchen von *H. betulae* später sogar 1gliedrig, während diese bei den ungeflügelten *H. betulinus* Horv. 4gliedrig sind; die schwarzen Exemplare bei *H. betulae* sind abgestorbene Tiere; *H. betulae* ruft keinerlei Deformationen an den Blättern der

Unterfamilie Aphidinae Buct., Mordw. (Gruppe Aphidina Mordw.: *Aphis* L., *Siphocoryne*, *Hyalopterus*, *Phorodon*, *Rhopalosiphum* u. a. Gattungen; Gruppe Callipterina Mordw.; Gruppe Lachnina Mordw.[87]).

In der Unterfamilie der Aphidinae wurde der vollständige Generationszyklus der migrierenden Arten erstmals von Walker und zwar für *Phorodon humuli* Schr. mitgeteilt[88]). Obgleich Kaltenbach verschiedene Momente aus dem Leben dieser Art auf *Prunus spinosa* und *Humulus lupulus* beobachtet hatte, so stand er dennoch dem Gedanken an eine Migration bei den Pflanzenläusen ganz fremd gegenüber[89]). Nach Walker wurde die Migration bei *Ph. humuli* noch von Koch[90]) und Riley[91]) beobachtet und mitgeteilt.

Die geflügelten, von *Prunus spinosa* und *Pr. domestica* migrierenden Weibchen entwickeln sich nach Koch bereits in der 2., nach Riley dagegen erst in der 3. Generation. Nach meinen Beobachtungen in den Jahren 1896—1898 können sich geflügelte und ungeflügelte Weibchen gleichzeitig in mehreren Generationen entwickeln. So fand ich im Mai 1898 unter den Blättern des Pflaumenbaumes im Warschauer pomologischen Garten sowohl ungeflügelte wie auch geflügelte Weibchen, traf aber auch nach einem Monat, Mitte Juni (a. St.), noch ungeflügelte Weibchen an, wenn auch in verhältnismäßig geringer Anzahl. Allein im Jahre 1896 fand ich am 21. Juni a. St. unter den Blättern von *Prunus spinosa*, und zwar ebenfalls in der Umgebung von Warschau, ungeflügelte Weibchen in großer Menge, wenngleich auch in Gesellschaft von Nymphen. In Gorodok (Umgebung der Stadt Rowno, Gouv. Wolhynien) fand ich im Jahre 1898 am 1. Juli unter den Blättern von *Prunus spinosa* ungeflügelte Weibchen von *Ph. humuli* bald (im Vergleich zu den Nymphen) in geringer Anzahl, bald selbst in überwiegender Menge. Die geflügelten Weibchen fliegen von der Unterseite der Blätter von *Prunus* verhältnismäßig lange Zeit hindurch auf den Hopfen über. So beobachtete ich im Jahre 1898 im Warschauer botanischen Garten die ersten, auf den Hopfen

---

Birke hervor (vgl. Horvath, G. Die nordamerikanische Aphidengattung Hamamelistes in Europa. Wiener Entom. Ztg., XX. Jahrg., VIII. u. IX. Heft (25. Nov. 1901), pp. 165—168.

87) Die Namen Aphidinae und Lachninae als Bezeichnungen für Gruppen wurden erstmals von Passerini verwandt, allein in einem anderen Sinne, als dies von mir (1894/95) geschehen ist.

88) Walker, Fr. Über das Wandern der Blattläuse. Frorieps Notizen. 3. Reihe. Bd. VII, Nr. 144, 1848, pp. 182—183.

89) Kaltenbach, J. Monographie der Familie der Pflanzenläuse. Aachen 1843.

90) Koch. Die Pflanzenläuse. Nürnberg 1857, p. 115.

91) Riley, C. V. The Problem of the Hopplantlouse (*Phorodon humuli* Schr.) in Europa and America. American Association for advancement of science. 36th meeting, at New-York 1887.

hinübergeflogenen Weibchen bereits Mitte Mai (a. St.). Allein man kann dieselben hier auch noch im Verlauf des Juni und sogar noch im Juli antreffen. Überhaupt zeigt *Ph. humuli* in dieser Hinsicht eine Übereinstimmung mit *Schizoneura corni*. Am 17./29. Juni 1898 legte ich im Warschauer botanischen Garten Pflaumenblätter mit geflügelten, ungeflügelten und jungen *Ph. humuli* auf den Gipfelteil eines Hopfentriebes, und beobachtete bereits am darauffolgenden Tage, dass die Läuse auf den Hopfen übergegangen waren und hier gerne saugten. Leider unterließ ich es damals, die Verwandlung der noch indifferenten Larven auf dem Hopfen (die Nymphen häuten sich und verwandeln sich zu geflügelten Individuen), sowie das Schicksal der erwachsenen ungeflügelten Weibchen zu verfolgen.

Auf dem Hopfen entwickeln sich in mehreren Generationen ausschließlich ungeflügelte parthenogenetische Weibchen, und erst zuletzt, z. B. im August und September, erscheinen die geflügelten Sexuparae, welche auf die Unterseite der Blätter von *Prunus* überfliegen und hier ihre, nicht etwa Männchen und geschlechtliche Weibchen, wie die früheren Autoren vermuteten, sondern ausschließlich Weibchen abgebenden Larven ablegen; die Männchen hingegen gelangen bereits auf dem Hopfen zur Entwickelung und fliegen selbständig auf *Prunus* herüber.

Von den übrigen Formen der Unterfamilie Aphidinae habe ich die Migration bei *Rhopalosiphum ribis* Buct. — *lactucae* Kalt., *Aphis padi* Kalt. — *avenae* Fabr., *A. piri* Koch — *farfarae* Koch, *A. evonymi* Fabr. — *papaveris* Fabr. — *rumicis* L., *A. crataegi* Kalt. — *ranunculi* Kalt. verfolgen können. Außerdem vermute ich, dass *Siphocoryne capreae* Fabr. und *S. xylostei* Schr. sowie *Hyalopterus pruni* (*arundinis*) Fabr., *H. trirhodus* Walk., wie auch noch einige andere Arten, auf dem Wege zu einer Verwandlung in migrierende Formen begriffen sind.

Das Vorhandensein einer Migration bei einigen Arten von Pflanzenläusen (*Aphis padi* L., *evonymi* Fabr., *pyri* Koch) war schon früher von Kessler konstatiert worden, allein diesem Forscher war es nicht gelungen, die Zwischengewächse für diese Arten festzustellen[92]).

92) Kessler, H. F. Beitrag zur Entwickelungs- und Lebensgeschichte der Aphiden. Nova Acta der Kais. Leop.-Carol. Deutsch. Akad. d. Naturf., Bd. XLVII, Nr. 3, Halle 1884. Nach Kessler besteht die 2. Generation der erwähnten Pflanzenläuse zum Teil aus ungeflügelten, zum Teil aus geflügelten Individuen, während sich aus den Larven der 3. Generation ausschließlich geflügelte Weibchen entwickeln, welche dann auf neue Gewächse migrieren. Die Entwickelung dieser Pflanzenläuse verläuft jedoch, wie wir später sehen werden, nicht immer nach dem angegebenen Schema. Kessler nimmt irrtümlicherweise an, dass die geflügelten Männchen sich aus den Larven der auf die Hauptgewächse zurückgekehrten geflügelten Weibchen entwickeln. Endlich findet bei *Aphis viburni* Scop. und *A. mali* Fabr. eine Migration in Wirklichkeit nicht statt. Es sind dies, gleich *Myzus cerasi* Fabr. und *Phyllaphis fagi* L., nicht migrierende Arten.

Unter den Blättern der schwarzen und einiger anderer Johannisbeersträucher (*Ribes nigrum*, *altaicum* u. a. m.) wohnt im Frühjahre und Anfang Sommers *Rhopalosiphum ribis* Buct., unter den Blättern der roten Johannisbeere (*Ribes rubrum*), dagegen — *Myzus ribis* L., Kalt. Früher hatte ich[93]), gleich mehreren anderen Autoren, diese beiden Arten nicht auseinander gehalten; späterhin wurde es mir jedoch klar, dass die erste derselben auf verschiedene *Sonchus*-Arten migriert, auf welchen sie früher unter dem Namen *Rh. lactucae* Kalt. bekannt geworden war, die zweite dagegen eine nicht migrierende Art repräsentiert[94]). Am 29. April (11. Mai n. St.) fand ich im Warschauer pomologischen Garten unter nur wenig gelb gewordenen oder verblichenen Blättern von *Ribes nigrum* Fundatrices von *Rh. ribis* Buct. und von diesen abglegte Larven der 2. Generation. Letztere entwickeln sich augenscheinlich vorzugsweise zu Nymphen und sodann zu geflügelten Weibchen. Wenigstens habe ich am 9./21. Mai 1895 an denselben Stellen Kolonien von Pflanzenläusen gefunden, welche hauptsächlich aus Nymphen bestanden. Die geflügelten Weibchen verlassen die Johannisbeerblätter in der zweiten Hälfte des Mai (a. S.) und fliegen auf verschiedene *Sonchus*-Arten herüber, wo sie vorzugsweise an den Gipfelteilen der Stengel saugen. Auf den Zwischengewächsen entwickeln sich mehrere Generationen, von welchen jede sowohl ungeflügelte als auch geflügelte parthenogenetische Weibchen enthalten kann. Im Juni und Juli geben Versuche einer Übersiedelung von *Sonchus* auf *Ribes* ein negatives Resultat, indem die Läuse nicht auf *Ribes* verbleiben. Gegen das Ende der Vegetationsperiode zu entwickeln sich auf *Sonchus* zuerst geflügelte Sexuparae und — später — geflügelte Männchen, welche auf *Ribes* zurückfliegen. Um diese Zeit, etwa im September und in der zweiten Hälfte des August gelingen auch Versuche mit der Übersiedelung auf *Ribes*, wobei nicht nur geflügelte Individuen, sondern auch deren Nymphen an der Unterseite der Blätter saugen. Derartige Versuche habe ich im Jahre 1896 zum ersten Male ausgeführt. Die Sexuparae legen nur Larven geschlechtlicher Weibchen ab. Letztere bleiben, nachdem sie erwachsen sind, an Größe hinter den ungeflügelten parthenogenetischen Weibchen zurück. Die Sexualesweibchen legen nach ihrer Befruchtung Eier auf die Triebe, in der Nähe von Knospen und auf die Knospen selbst, seltener an anderen Orten ab.

Rhopalosiphum lonicerae Siebold. Bei diesen Pflanzenläusen, welche an der Unterseite der Blätter von *Lonicera tatarica* und *xylosteum* saugen, und dadurch ein seitliches Aufrollen dieser Blätter

---

93) Zur Biologie einiger Arten von Pflanzenläusen. (Russisch.) Warschau, Nachr. Univ. 1896, pp. 3—9.

94) Zur Biologie und Morphologie der Pflanzenläuse. 2. Teil, pp. 53—54.

verursachen (deren Färbung an diesen Stellen einen gelblichen Ton annimmt), entwickeln sich die geflügelten Emigranten, welche die 2. Generation darstellen, verhältnismäßig früh. So beobachtete ich schon am 13./26. Mai 1907 in Bjelowesh auf *Lonicera tatarica*, außer Larven und Nymphen, auch geflügelte Emigranten. Diese letzteren fliegen nach Beendigung ihrer Entwickelung von *Lonicera* auf bisher noch nicht ermittelte Zwischengewächse über. Am Ende des Monats waren auf *Lonicera* bereits fast gar keine Läuse mehr zurückgeblieben. Auf Grund der Angaben von Kaltenbach, er habe Pflanzenläuse dieser Art auch auf *Phalaris arundinacea* beobachtet, durfte man annehmen, dass diese Gramineenart, sowie noch einige andere Gräser, die Zwischengewächse für jene Pflanzenläuse abgeben. Ich beschloss, Versuche mit der Übersiedelung von *Rh. lonicerae* auf verschiedene, im Freien und im Zimmer wachsende Gramineenarten vorzunehmen. Die Nymphen saßen mehrere Tage hindurch auf den Blättern der Gramineen und entwickelten sich hier zu geflügelten Weibchen; auch diese letzteren blieben noch einen oder 2 Tage sitzen, legten hier aber keine Jungen ab, sondern flogen später fort. Es ist wohl möglich, dass an dem Misslingen des Versuches nur der Umstand die Schuld trug, dass ich nicht die passenden Gramineen zu Zwischengewächsen gewählt hatte.

Im Herbst fliegen Sexuparae und geflügelte Männchen von Zwischengewächsen auf die Unterseite der Blätter von *Lonicera* herüber, während die geschlechtlichen Weibchen von den Sexuparae erst hier hervorgebracht werden. Diese 3 Formen von Individuen hatte auch C. Th. Siebold Ende Oktober unter den Blättern von *Lonicera xylosteum* gefunden und dieselben beschrieben sowie ihre Fortpflanzungsorgane untersucht[95]).

Rhopalosiphum persicae Sulzer, Morren, Passerini u. a. m. — *Rh. dianthi* Schrank, Kyber u. a. m. Morren beschreibt einen außergewöhnlich zahlreichen Flug geflügelter Weibchen (Sexuparae) dieser Art in Belgien, im September und Oktober des Jahres 1834. Diese Weibchen ließen sich auf der Unterseite der Blätter und auf den Blattstielen der Pfirsichbäume (*Amygdalus persica*) nieder. Hier fand Morren auch geflügelte Männchen. Die geflügelten Weibchen legten Larven von geschlechtlichen oviparen Weibchen ab. Gleichzeitig beobachtete Morren die genannten Pflanzenläuse aber auch auf Reseden, Kohl, Geranien und Mesembrianthemen[96]). Passerini fand diese Läuse ebenfalls im Oktober nicht nur auf Pfirsichbäumen, sondern auch auf *Sinapis alba* und *Sinapis arvensis*, *Rhapistrum*

95) Über die inneren Geschlechtswerkzeuge der viviparen und oviparen Blattläuse. Froriep's Notizen. Bd. XII.

96) Morren, Ch. Mémoire sur l'émigration du Puceron du Pêcher (*Aphis persicae*), et sur les caractères et l'anatomie de cette espèce. Annales des sciences natur. 2. série, t. VI, 1836.

rugosum und *Brassica rapa*[97]). Man wird annehmen müssen, dass die erwähnten krautartigen Gewächse für die genannte Art als Zwischengewächse dienen, auf welche im Frühjahre die geflügelten Emigranten hinüberfliegen, und von welchen im Herbste geflügelte Sexuparae und geflügelte Männchen auf die Pfirsichbäume zurückkehren. In Warmhäusern kann *Rh. persicae* (*dianthi*) sich das ganze Jahr hindurch (und zwar auf parthenogenetischem Wege) an verschiedenen Zwischengewächsen (*Nerium oleander*, *Dianthus*, *Hyacinthus orientalis*, *Tulipa*, *Fuchsia*, *Nasturtium officinale* u. a. m.) entwickeln. Die Frühjahrsgenerationen von *Rh. persicae* rufen auf *Amygdalus persica* ein Aufrollen der Blätter nach unten hervor[98]). An den Spitzen von Trieben hat auch Ferrari *Rh. persicae* im Mai beobachtet[99]). Auch Morren kannte die Frühjahrsgenerationen von *Rh. persicae* auf den Pfirsichbäumen, allein er hielt dieselben augenscheinlich für eine besondere Art.

Rhopalosiphum hippophaës Koch wohnt unterhalb der Blätter und auf den Gipfeln der Triebe der Büsche von *Hippophaë rhamnoides*. Die geflügelten Emigranten repräsentieren die 2. Generation und fliegen in der 2. Hälfte des Mai von den Büschen auf einstweilen unbekannte Zwischengewächse über. Ferrari fand die in Rede stehende Pflanzenlausart (?) auch auf *Inula graveolens*[100]), so dass diese Pflanze sich demnach als ein weiteres Zwischengewächs für *Rh. hippophaës* erweisen kann. Meine Nachforschungen nach den betreffenden Exulesgenerationen (in Bjelowesh) waren einstweilen erfolglos. Im September kehren nach meinen Beobachtungen geflügelte Sexuparae auf *Hippophaë* zurück, wo sie Larven von geschlechtlichen Weibchen hervorbringen, und auch — geflügelte Männchen.

Siphonophora solani Kalt. Kaltenbach fand im Juli bis August kleine, aus ungeflügelten Individuen dieser Art bestehende Kolonien „unter den Blättern und Stengelspitzen der Kartoffelpflanzen (*Solanum tuberosum*)“[101]), während Passerini im Mai geflügelte Weibchen auf den zarten Blättern von *Cydonia vulgaris* angetroffen hat.

Wahrscheinlich stellt *Cydonia vulgaris* das Hauptgewächs für *S. solani* dar, *Solanum tuberosum* dagegen — das Zwischengewächs.

---

97) Aphididae Italicae. Archivio per la Zoologia. Vol. II, fasc. 2, 1863, pp. 143—144.

98) Schoteden, H. Les Aphidocécidies paléarctiques. Annales de la Société entomol. de Belgique, t. 47, 1903, p. 169. — Note complémentaire sur les Aphidocécidies paléarctiques. Marcellia, Riv. Int. di Cecidologia. vol. II, 1903, p. 92.

99) Aphididae Liguriae. Annali del Museo civico die Storia Naturale di Genova. Vol. II, 1872, p. 61.

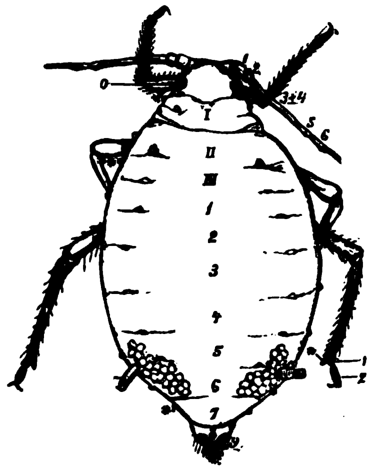
100) Ich zitiere nach Del Guercio: Prospetto dell' Aphidofauna Italica. Nuove relazioni intorno ai lavori della R. Stazione di Entomologia agraria di Firenze. Serie prima, Nr. 2, 1900, p. 154.

101) Monographie der Familien der Pflanzenläuse. p. 15.

In der Umgebung von Warschau habe ich diese Art von Pflanzenläusen nicht auf der Kartoffel gefunden, ebensowenig auf der Quitte, doch habe ich auf diesen Bäumen allerdings nicht sehr genau nach jenen Läusen geforscht.

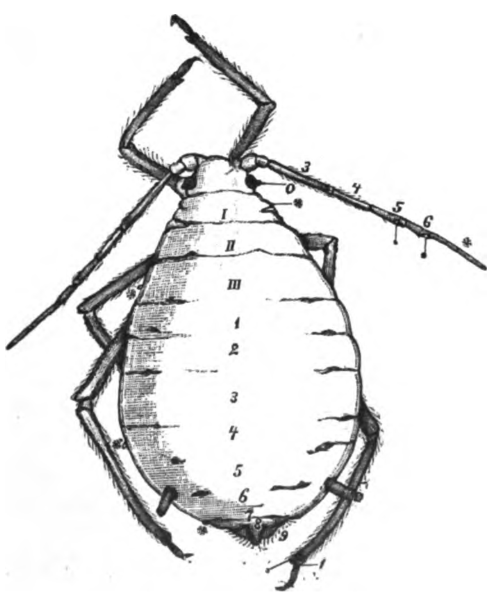
Aphis padi Kalt. — *avenae* Fabr. Im Verlaufe des April und Mai entwickeln sich unterhalb der Blätter, wie auch an grünen Trieben und Blütenstielen der Vogelkirsche (*Prnnus padus*) mindestens 3 Generationen dieser Läuse. Im Jahre 1899 fand ich schon am 17. April erwachsene grüne Fundatrices mit 5gliedrigen Fühlern, von welchen einige bereits mehrere Larven der 2. Generation abgelegt hatten. Aus diesen Larven entwickeln sich gegen Ende April und Anfang Mai sowohl ungeflügelte Weibchen, welche aber bereits 6gliedrige Fühler besitzen und von grünlich-brauner Farbe mit grau-weißer Bestäubung und breit eiförmiger Gestalt sind, als auch geflügelte Weibchen. Gegen Ende Mai sind unter den Blättern der Vogelkirsche bereits vorwiegend Nymphen und geflügelte Weibchen anzutreffen; dabei sind die zuletzt zur Entwickelung gelangenden geflügelten Weibchen von geringerer Größe im Vergleiche zu den früher (z. B. in der 2. Generation) zur Entwickelung gelangenden. Im Verlaufe des Mai migrieren

Fig. 4 a.



Fundatrix von *A. padi* Kalt. mit 5gliedrigen Fühlern. Körperlänge bis zu 3 mm.

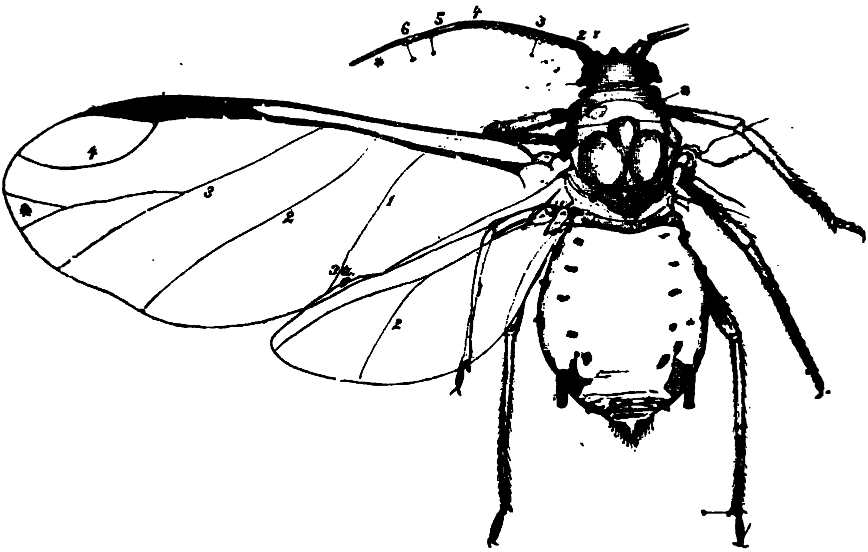
Fig. 4 b.



Ungeflügeltes parthenogenetisches Weibchen der 2 Generation von *A. padi* mit 6gliedrigen Fühlern. Länge bis zu 2,76 mm.

die geflügelten Weibchen auf verschiedene oberirdische Teile (besonders auf Blütenstielen, aber auch auf Blättern) verschiedener Gramineen über, wie z. B. *Poa*, *Melica pennicilaris*, *bauhini*, *Elymus geniculatus*, *Triticum dicoecum*, *Avena sativa*, *Bromus* u. a. m. Im Jahre 1896 fand ich schon am 27. Mai im Warschauer botanischen Garten an verschiedenen Teilen von *Poa trivialis* und *P. annua* Kolonien kleiner grüner Läuse mit rötlich-gelb gefärbten Bezirken um die Basis der Röhrchen, welche aus ungeflügelten Weibchen und Nymphen bestanden. Doch traf ich hier auch kleine geflügelte Weibchen an, welche den um diese Zeit noch unter den Blättern der Vogelkirsche

Fig. 4 c.



Geflügeltes migrierendes Weibchen von *A. padi*. Körperlänge bis zu 2,92 mm, kleinere 1,82 mm.

beobachteten geflügelten Weibchenemigranten ähnlich waren. Der Versuch einer Übersiedelung geflügelter Weibchen auf *Poa* ergab ein positives Resultat. Im Jahre 1898 führte ich bereits Mitte Mai Versuche mit der Übersiedelung von *Aphis padi* auf *Poa* aus. Auf den Gramineen saugten nicht nur Nymphen und geflügelte, sondern auch ungeflügelte Weibchen der 2. Generation, welche ebenfalls Junge ablegten. Die von *A. padi* abgelegten Larven entwickelten sich zu der einigermaßen abweichenden Form *avenae*. Bereits nach 10 Tagen legten die zur Entwickelung gelangten geflügelten und ungeflügelten *avenae*-Weibchen ihrerseits Junge ab. Allein weder junge noch erwachsene Fundatrices saugen an Gramineen (Versuch vom Jahre 1899). Bei *A. avenae* (an Gramineen) werden meist gleich-

zeitig ungeflügelte und geflügelte Weibchen angetroffen. Von der zweiten Hälfte des August an und selbst schon früher erscheinen auf den Gramineen geflügelte Sexuparae, welche auf die Vogelkirsche überfliegen, wo sie nur geschlechtliche Weibchen hervorbringen; die geflügelten Männchen gelangen auf den Gramineenwurzeln etwas später zur Entwickelung und können im September—November unter den Blättern der Vogelkirsche angetroffen werden. Nur in dieser Zeit gelingen Versuche mit der Übersiedelung von *A. avenae* auf die Vogelkirsche, während sie früher ohne Erfolg bleiben. Leider habe ich bis jetzt nicht feststellen können, ob ungeflügelte, parthenogenetische Weibchen von *A avenae* unter den Vogelkirschenblättern saugen. Die geschlechtlichen Weibchen legen ihre Eier

Fig. 4 d.

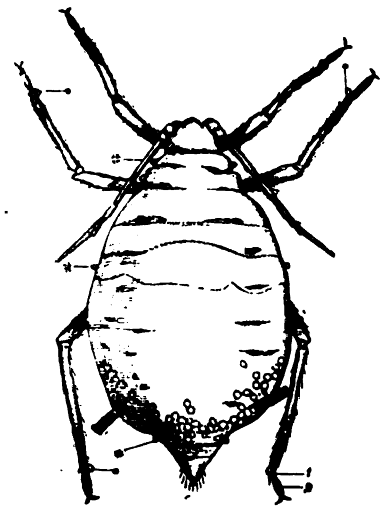


Fig. 4 e.

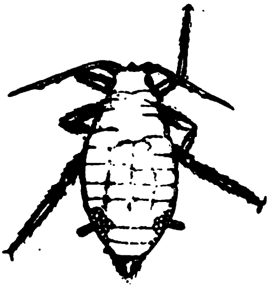


Fig. 4. e. Geschlechtliches Weibchen von *A. padi* L. mit 5gliedrigen Fühlern. Länge 1,44 mm.

Fig. 4d. Ungeflügeltes Weibchen von *A. avenae* Fabr. (d. h. der Übersiedlerform von *A. padi*). Länge bis zu 2,20 mm.

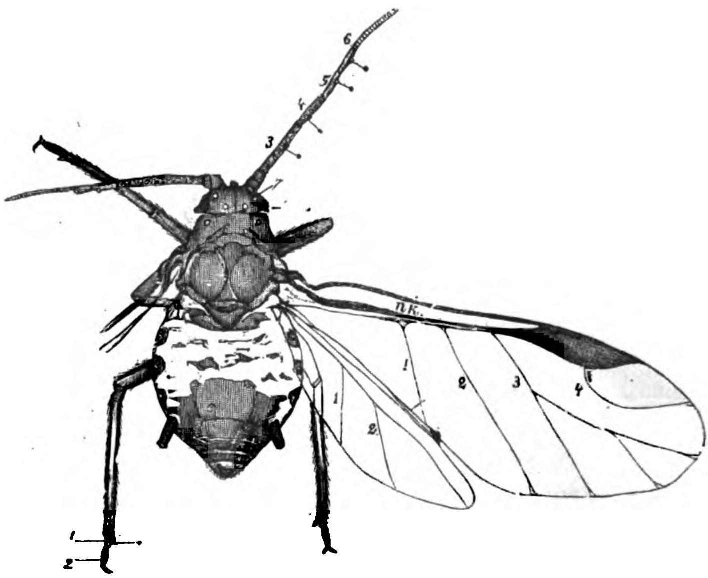
sowohl auf die Rinde von Trieben, als auch unter die abblätternde Rinde.

Aphis piri Koch (= ? *persicae* Koch, Kalt.). — *A. farfarae* Koch saugt im April vorzugsweise unter den Blättern des wilden Birnbaums (*Pirus communis*), wodurch die Blätter ausbleichen oder gelb werden und ihre Hälften sich aneinander legen. Derartige Veränderungen an den Blättern können schon von einer einzigen Fundatrix hervorgerufen werden. So fand ich am 24. April 1899 in der Umgebung von Warschau in den Blattfalten der wilden Birne entweder je eine erwachsene, dunkelbraune Fundatrix ohne Nachkommenschaft, oder aber eine solche mit bereits zum Teil abgelegten Larven der 2. Generation. Aus diesen letzteren entwickeln sich meist grüne Nymphen und darauf geflügelte migrierende Weib-

chen, allein bisweilen gelangt auch eine geringe Anzahl ungeflügelter Weibchen (der 2. Generation) zur Entwickelung. Diese letzteren sind von grau- oder gelblichgrüner Farbe mit einem helleren Längsstreifen. (Ihre Fühler sind 6gliedrig, bei den Fundatrices dagegen nur 5gliedrig.) Die geflügelten Weibchen migrieren auf die Wurzeln von *Tussilago farfara*, von wo sie schon früher unter dem Namen *A. farfarae* Koch bekannt geworden waren.

Am 18. Mai 1896 fand ich in den Blattfalten der Birnbäume bereits nur wenig Läuse — Nymphen und geflügelte — vor. Um dieselbe Zeit fand ich in der Nähe der Birnbäume auf *Tussilago*

Fig. 5.



Geflügeltes migrierendes Weibchen von *A. piri* Koch. Körperlänge bis zu 2,27—2,7 mm.

farfara, nahe der Erde, hierher übergeflogene geflügelte Weibchen mit angeschwollenem Hinterleib, welche bereits einen Teil ihrer Nachkommenschaft abgelegt hatten. Bisweilen waren Ameisen (*Lasius niger*) in ihrer Nähe anzutreffen, bisweilen auch nicht. Ein Versuch, Nymphen und geflügelte Läuse von den Blättern der Birne auf die Wurzeln eines in einen Blumentopf gepflanzten *Tussilago* ergaben ein günstiges Resultat. Auch am 24. April 1899 führte ich einen Versuch mit der Überführung von Fundatrices mit ihren Larven auf *Tussilago*-Wurzeln aus, wobei die Läuse sich an der Basis der Blattstielchen fixierten. Leider habe ich damals nicht nachgeforscht, ob die Fundatrices lange unter solchen Umständen leben können,

und ob sie hier ihre Nachkommenschaft ablegen. Auf den Wurzeln von *Tussilago* gelangen mehrere Generationen von *A. farfarae* zur Entwickelung, wobei in den Kolonien der Läuse meist ausschließlich ungeflügelte Individuen, bisweilen aber auch Nymphen und geflügelte angetroffen werden. Meine im Juni 1896 angestellten Versuche einer Übersiedelung von *A. farfarae* auf Gipfeltriebe der Birne ergaben ein negatives Resultat. Ein positives Resultat erzielte ich dagegen erst im September, wobei sowohl Nymphen als auch geflügelte Sexuparae unterhalb der Birnenblätter saugten. An den Wurzeln von *Tussilago* entwickeln sich zuerst geflügelte Sexuparae und erst später geflügelte Männchen. Die Sexuparae und die Männchen fliegen auf Birnbäume über, wo sie sich auf der Unterseite der Blätter festsetzen. Die Sexuparae legen unterhalb der Blätter des Birnbaums ausschließlich geschlechtliche Weibchen ab.

Aphis crataegi Kalt. — *ranunculi* Kalt. Die Fundatriceslarven rufen durch ihr Saugen an der Unterseite der Blätter des Weißdorns (*Crataegus oxyacantha* und *monogyna*) Umbiegen und Aufrollen eines oder beider Ränder dieser Blätter nach unten hervor und auf den auf diese Weise gebildeten Falten Vorwölbungen von kirschroter Farbe. Am 29. April (a. St.) des Jahres 1896 fand ich im Warschauer pomologischen Garten an solchen seitlichen Falten des Weißdorns, welcher hier eine Hecke bildete, je eine, seltener 2 Fundatrices, von denen einige bereits Larven abgelegt hatten. Am 10./22. Mai waren die von den Fundatrices abgelegten Larven bereits beträchtlich herangewachsen. Aus denselben entwickeln sich jedoch hauptsächlich Nymphen und geflügelte Weibchen. So wurden am 21. Mai in einem anderen Garten ungeheure Mengen von Nymphen, zum Teil auch von geflügelten Weibchen beobachtet. Letztere verlassen den Weißdorn nach erlangter Entwickelung, so dass ich z. B. am 2. Juni im botanischen Garten bereits keine Läuse dieser Art mehr antraf. Im Jahre 1894 waren die Läuse sogar zum 10. Mai bereits ausgewandert, wo ich noch vorzugsweise Nymphen und geflügelte Weibchen antraf. Auch Kaltenbach hatte nur je 1 oder 2 ungeflügelte Weibchen in den Kolonien dieser Pflanzenläuse angetroffen[102]). Schon von Mitte August an, oder unter Umständen selbst noch früher, erscheinen unterhalb der Blätter des Weißdorns geflügelte Sexuparae, welche ausschließlich Larven von geschlechtlichen Weibchen ablegen, und darauf (im September und Oktober) auch geflügelte Männchen.

Ich war lange Zeit hindurch bemüht, festzustellen, wohin die Läuse von dem Weißdorn emigrieren, und erst im Jahre 1903 gelang es mir, diese Frage aufzuklären. Am 19. August fand ich im

102) Kaltenbach, J. H. Monographie der Familie der Pflanzenläuse. Aachen 1843.

Warschauer pomologischen Garten an der Basis der Stengel und auf den Wurzeln des kriechenden Hahnenfußes (*Ranunculus repens*) in der Nähe und unterhalb der Erdoberfläche beträchtliche Kolonien ungeflügelter Weibchen und Nymphen von *A. ranunculi* Kalt. Diese Läuse zeigten eine auffallende Ähnlichkeit mit *A. crataegi* Kalt. Ähnliche Kolonien fand ich auch an der Basis der Stengel von *Aetusa* sp. Am 21. August versuchte ich diese Läuse von den Wurzeln des Hahnenfußes auf Zweige des Weißdorns herüberzusetzen, welche ich in ein Gefäß mit Wasser gestellt hatte. Die Läuse saugten gerne an der Unterseite der Blätter des Weißdorns und die aus den Nymphen hervorgegangenen geflügelten Sexuparae legten Larven geschlechtlicher Weibchen ab. Kaltenbach hatte *A. ranunculi* auch auf *Ranunculus acris* und *repens* gefunden, ich außerdem auch noch auf der Hundspetersilie (*Aetusa* sp.), und zwar ebenfalls an der Erde, allein in geringerer Anzahl. Von *Aetusa* setzte ich geflügelte *A. ranunculi* am 16. August auf Weißdornblätter herüber; auch diese Weibchen begannen zu saugen und legten Larven geschlechtlicher Weibchen ab. Am Ende des Monats entwickelten sich aus diesen Larven erwachsene Sexualesweibchen.

Am 17./30. Mai setzte ich in Bjelowesh *Ranunculus repens* in einen Blumentopf und streute Blätter von *Crataegus oxyacantha* mit Nymphen und geflügelten Weibchen (Emigranten) von *Aphis crataegi* darüber[103]). Ein Teil der Läuse ließ sich dauernd auf dem Hahnenfuß nieder, ein anderer Teil dagegen blieb nicht sitzen, sondern flog auf das Fenster über. Bereits am 1./14. Juni fand ich Kolonien von erwachsenen Nachkommen dieser geflügelten Emigranten; diese Nachkommen saßen auf den Stengeln der Pflanzen, namentlich in der Nähe der Wurzeln. Hier fanden sich sowohl erwachsene ungeflügelte Weibchen als auch junge in verschiedenen Altersstadien (zum Teil wohl schon der nächsten Generation angehörend), und am 8./22. Juni sah ich bereits eine Menge von Nymphen und zum Teil auch geflügelte Weibchen; von ungeflügelten Weibchen dagegen waren nur sehr wenige vorhanden. (Alle diese Läuse legte ich in Alkohol.) Bei dem Abschneiden der Hahnenfußstengel fielen die Läuse sehr leicht ab. Am 16./29. Juni zog ich an einer Hecke aus kurz geschorenem Weißdorn vorsichtig einige Stöcke von *Ranunculus repens* aus der Erde. An einem der Stengel sah ich nahe an der Wurzel ein geflügeltes Weibchen von *Aphis crataegi* mit

103) Die Blätter des Weißdorns werden seitlich nach unten gebogen oder krümmen sich überhaupt in verschiedenen Richtungen. Bisweilen biegen sich an der Mittelrippe die zwei gegenüberliegenden Blatthälften nach unten um, wodurch eine Art Galle gebildet wird, welche an die Gallen von *Pemphigus ovato-oblongus* Kessler auf den Blättern der Schwarz- und Pyramidenpappeln erinnert und von unten her sogar recht dicht verschlossen ist. Oben sind die verkrüppelten Blattstellen von roter Farbe.

von Ameisen abgerissenen Flügeln, sowie die von demselben abgelegte, einstweilen noch wenig zahlreiche, aus Larven, jungen Individuen und einem erwachsenen, ungeflügelten parthenogenetischen Weibchen bestehende Nachkommenschaft. Auf anderen Exemplaren dieser Pflanzen enthielten die Kolonien aber auch Nymphen. Es entwickeln sich demnach auf *Ranunculus repens* im Sommer sowohl ungeflügelte parthenogenetische Weibchen, als auch geflügelte. Letztere können natürlich auf andere Hahnenfußstöcke herüberfliegen und hier Kolonien gründen. Kaltenbach fand im August und September Kolonien von Läusen, welche aus ungeflügelten Weibchen und Nymphen bestanden; offenbar flogen die geflügelten Sexuparae und die geflügelten Männchen, nachdem sie ihre Entwickelung erreicht hatten, auf den Weißdorn über, wo sie sich an der Unterseite der Blätter niederließen. Im Jahre 1907 beobachtete ich in Bjelowesh einzelne geflügelte Sexuparae unter den Blättern des Weißdorns bereits in den ersten Tagen des August (a. St.). Allein im allgemeinen wird man erst im September und Oktober größere Mengen von geflügelten Sexuparae und von ihnen abgelegten geschlechtlichen Weibchen verschiedenen Alters, sowie geflügelten Männchen, welche ebenfalls vom Hahnenfuß herüberfliegen, unter den Blättern des Weißdorns antreffen können. Überhaupt treten die geflügelten Männchen später auf als die geflügelten Sexuparae.

Aphis evonymi Fabr. — *papaveris* Fabr. = *rumicis* L. Die Fundatrices dieser Art treten in Warschau und dessen Umgebung etwa Mitte März auf. Am 30. März 1903 fand ich bereits beträchtlich herangewachsene Fundatrices. Nach etwa 3 Wochen, unter günstigen Bedingungen auch noch früher, können schon Larven der 2. Generation angetroffen werden. Die Läuse saugen vorzugsweise an der Unterseite der Blätter, wobei sich diese letzteren leicht aufrollen und verkrüppelt werden, allein zum Teil auch an den Spitzen junger Triebe und an Blütenteilen des Spindelbaumes (*Evonymus europaeus*)[104]). Die geflügelten Weibchen können augenscheinlich bereits in der 2. Generation auftreten. Im Verlaufe eines verschieden lang andauernden Zeitraumes geht auf dem Spindelbaume die Entwickelung neuer Generationen vor sich, wobei auf einem Gewächs oder auf den einen Trieben die Vermehrung länger andauert als auf anderen. Bald kann man die Läuse schon Ende

104) In der Umgebung von Warschau habe ich *Aphis evonymi* vom Frühjahr an auf Triebspitzen und Blättern von *Evonymus europaeus* angetroffen, auf *Viburnum opulus* dagegen nur *Aphis viburni*. In Bjelowesh fand ich jedoch *A. evonymi* vorzugsweise auf *Viburnum opulus*, wo diese Art ebenfalls Blätter aufrollt, während einige junge Exemplare von *Evonymus verrucosus* ganz frei von Läusen waren. Auf *Viburnum opulus* war diese Pflanzenlausart auch von Kaltenbach (*A. evonymi*) und von Passerini (*A. papaveris*) gefunden worden.

Mai nicht mehr antreffen, bald finden sie sich noch bis zum Juli auf dem Spindelbaume, und Kaltenbach beobachtete sie sogar noch im August in aufgerollten Blättern. Geflügelte und ungeflügelte Individuen entwickeln sich zu gleicher Zeit, doch überwiegen gegen das Ende der Entwickelung auf dem Spindelbaume Nymphen und geflügelte Weibchen. Letztere können entweder auf dem Spindelbaum selbst ihre Nachkommenschaft ablegen, oder aber sie fliegen auf verschiedene krautartige Zwischengewächse über, wie z. B. auf verschiedene Arten von *Rumex*, *Rhoeum*, *Papaver*, *Vicia faba*, *Beta*, *Atriplex*, *Chenopodium*, auch verschiedene Compositen (*Lappa*, Disteln, z. B. *Cirsium arvense*) und andere Gewächse und geben dort einer ganzen Reihe neuer Generationen ihren Ursprung. Im Warschauer botanischen Garten habe ich geflügelte Weibchen von *A. evonymi*, dazu noch mit abgelegten Jungen, bereits am 13. Mai (1898) auf *Rumex maximus* gefunden, und Ende Mai und Anfang Juni kann man auf Zwischengewächsen bereits recht beträchtliche Kolonien dieser Läuse antreffen. Es ist bemerkenswert, dass bei *A. evonymi* sogar die sich von den ungeflügelten Weibchen der nachfolgenden Generationen durch ihre 5gliedrigen Fühler unterscheidenden Fundatrices zur Übersiedelung auf Zwischengewächse geeignet sind, von den Larven und den erwachsenen Individuen der späteren Generationen gar nicht zu reden. So habe ich im Jahre 1903 schon am 31. März (a. St.) Larven und junge Fundatrices von *A. evonymi* auf eine noch kleine, eben aufgehende Pflanze von *Rumex maximus* gesetzt und den 3. April beobachtet, dass diese Läuse auf den *Rumex*-Blättern zu saugen begonnen hatten. Am 14. April hatten die Fundatrices bereits einen Teil ihrer Nachkommenschaft zur Welt gebracht. Im Jahre 1899 setzte ich Fundatrices mit ihrer Nachkommenschaft auf *Rumex maximus* über und erzielte dabei ebenfalls ein positives Resultat. Überhaupt sind Versuche mit der Überführung von *A. evonymi* auf verschiedene Zwischengewächse stets von gleichem sicherem Erfolge begleitet. Ebenso leicht gelingen auch Versuche mit der Rücküberführung dieser Läuse von den Zwischengewächsen auf den Spindelbaum, namentlich auf dessen junge frische Triebe, natürlich aber nur in der Zeit, wo die Läuse noch Nahrung auf demselben finden können. So legte ich in Gorodok bei Rowno (Gouv. Wolhynien) am 31. Juni 1898 Stengelspitzen von *Lappa* mit *A. papaveris* auf einen jungen Trieb des Spindelbaums. Die Läuse krochen noch denselben Tag auf den Spindelbaumtrieb über, wobei sie dessen Spitze und die Unterseite der Blätter in dichten Mengen bedeckten. Im Warschauer botanischen Garten habe ich am 21. Juni 1896 zu ersten Male Pflanzenläuse von *Rhoeum* (*A. rumicis* L.) auf einen frischen Trieb des Spindelbaumes übergeführt und am 27. Juni beobachtet, wie diese Läuse an der Unterseite der Blätter des Spindelbaumes saugten.

so dass diese Blätter bereits begannen, sich mit den Seitenrändern nach unten umzurollen. Die geflügelten Weibchen von *A. papaveris* und *A. rumicis* können dagegen auch selbständig auf den Spindelbaum überfliegen. Überhaupt lebt *A. evonymi* auf dem Spindelbaume und verschiedenen Zwischengewächsen fast genau wie eine gewöhnliche polyphage Pflanzenlausart. Ich vermute sogar, dass die parthenogenetische Fortpflanzung von *Aphis evonymi*, wenigstens auf einigen Exemplaren des Spindelbaumes, wenn auch im Sommer von krautartigen Zwischengewächsen hierher übertragen, doch den ganzen Sommer hindurch bis zur Entwickelung der geflügelten Männchen und der (ungeflügelten) geschlechtlichen Weibchen fortdauern kann. Man wird sich hier daran erinnern müssen, dass Kaltenbach *A. evonymi* auch noch im August in aufgerollten Blättern des Spindelbaumes gefunden hat. Mitte August a. St. 1907 legte ich Stengel von *Atriplex* sp. und Blätter von *Rumex* sp. mit starken Kolonien von *A. papaveris* auf Triebe von *Evonymus verrucosus* und *Viburnum opulus*. Die Läuse gingen auf die Unterseite der Blätter dieser Hauptgewächse über und begannen sich fortzupflanzen; dabei beobachtete ich, wie auch ungeflügelte parthenogenetische Weibchen hier Junge ablegten. Es unterliegt keinem Zweifel, dass sich hier später auch geschlechtliche Individuen entwickeln können. Um dieselbe Zeit fand ich in aufgerollten Blättern von *Viburnum opulus* auch kleine Kolonien von ungeflügelten parthenogenetischen Weibchen von *A. evonymi*. Ende September des Jahres 1894 fand ich im Warschauer botanischen Garten außer geflügelten Sexuparae sowie ungeflügelten geschlechtlichen Weibchen und geflügelten Männchen, unter den Blättern des Spindelbaumes auch noch ungeflügelte parthenogenetische Weibchen und Nymphen von (geflügelten) Männchen. Im allgemeinen werden jedoch Ende Sommer und im Herbst unter den Blättern des Spindelbaumes hauptsächlich hierher übergeflogene geflügelte Sexuparae, geflügelte Männchen und von den Sexuparae abgelegte Larven und erwachsene Sexualesweibchen angetroffen. Die Eier werden an der Rinde der Triebe, auch in der Nähe der Knospen, in Reagenzgläsern auch auf Papierstreifen abgelegt.

Auf Zwischengewächsen dagegen gelangen, trotz aller meiner Nachforschungen, keine geschlechtlichen Weibchen[105]) zur Entwickelung.

Früher ist *A. evonymi* Fabr. auf Zwischengewächsen unter den Namen *A. papaveris* Fabr. und *rumicis* L. beschrieben worden. Von Interesse ist hierbei, dass *A. papaveris*, ihren Merkmalen nach,

---

105) Die geschlechtlichen Weibchen sind von den ungeflügelten parthenogenetischen Weibchen in der Unterfamilie der Aphidinae schon durch den allgemeinen Habitus der Körpergestalt (welche meist nach hinten zu in die Länge gestreckt erscheint) und durch die beträchtlich dickeren Tibien der Hinterbeine leicht zu unterscheiden (vgl. Fig. 4 e).

sich von *A. evonymi* überhaupt nicht unterscheidet, während die Form *A. rumicis*, und zwar die ungeflügelten Weibchen, bisweilen Unterschiede von *A. evonymi* aufweist, obgleich auch unter den ungeflügelten *rumicis* Exemplare angetroffen werden, welche mit *evonymi* und *papaveris* völlig übereinstimmen. Die ungeflügelten Weibchen von *evonymi* und *papaveris* besitzen meist einen schwarzen Kopf, schwarze Querstreifen auf der Vorder- und Mittelbrust (ebensolche Streifchen finden sich auch auf dem 7. und 8. Hinterleibssegment), während bei den ungeflügelten *rumicis* Kopf und Vorderbrust häufig etwas heller sind (der Kopf meist schmutzig- oder graugrün). Ferner herrscht bei den ungeflügelten *evonymi* und *papaveris* die kaffeebraune Farbe vor, bei den ungeflügelten *rumicis* dagegen eine matte schmutziggrüne Farbe. Allein Versuche mit der Übersiedelung von *A. evonymi* von dem Spindelbaum beweisen, dass diese geringen Unterschiede nur durch Eigentümlichkeiten der Ernährung bedingt werden. So konnte ich, nachdem ich am 22. April 1898 Fundatrices von *evonymi* mit Larven der 2. Generation auf eine junge Pflanze von *Rumex maximus* übergeführt hatte, schon am 8. Mai typische ungeflügelte *A. rumicis* bemerken, welche aus den Larven der 2. Generation herangewachsen waren, eine grünlichbraune Farbe besaßen und statt der dunklen Streifen auf den beiden vorderen Thorakalsegmenten nur je einen Fleck auf jeder Seite des mittleren und des hinteren Segmentes aufwiesen. Bei vielen Weibchen hatte sich jedoch der dunkle Streifen auf der Mittelbrust erhalten.

Aphis sambuci L. Gegenwärtig habe ich mich davon überzeugen können, dass diese Pflanzenlausart ihren ganzen Generationszyklus auf *Sambucus nigra* durchmachen kann, ohne Migrationen auf Zwischengewächse. Sollte eine Migration bei dieser Art sogar vorkommen, so ist eine solche doch kein obligatorischer Bestandteil der zyklischen Fortpflanzung.

Bei dieser Art von Pflanzenläusen gelangen die Fundatrices, im Vergleich mit anderen auf Holzgewächsen lebenden Arten, erst sehr spät zur Entwickelung. So fand Kessler im Jahre 1882 in der Umgebung von Kassel dieselben zum ersten Male am 13. April (n. St.) auf den jungen gefiederten Blättern von *Sambucus nigra*. In der Umgebung von Warschau fand ich im Jahre 1896 die ersten 2 Fundatrices von *A. sambuci* am 19. April (a. St.). Überhaupt ist es schwer, diese Pflanzenläuse vor den letzten Tagen des Mai (a. St.) zu finden, aber von dieser Zeit an beginnen sie sich rasch zu vermehren und bedecken die jungen, und zwar vorzugsweise die grünen Triebe des Hollunders bald in dichten Mengen. Im Laufe des Juni entwickeln sich sowohl ungeflügelte Weibchen, wie auch geflügelte und Nymphen. Von den geflügelten Weibchen sind jedoch nur wenige auf dem Hollunder zu finden, und zwar sitzen

sie vorzugsweise an der Unterseite der Blätter. Vielleicht migrieren die geflügelten Weibchen nach Erlangung ihrer Reife zum Teil auch vom Hollunder auf irgendwelche andere Gewächse. Mitte Juli sind diese Läuse bereits kaum mehr auf dem Hollunder anzutreffen. Am Ende des Sommers und im Herbst erscheinen unter den Blättern des Hollunders geflügelte Sexuparae und geflügelte Männchen. Die geschlechtlichen Weibchen und geflügelten Sexuparae dieser Art hat Passerini unter dem Namen *A. sambucaria* Pass. beschrieben.

Vom 19.—22. Juni a. St. 1907 fand ich in Bjelowesh noch kleine, aus ungeflügelten Weibchen, Larven und zahlreichen Nymphen bestehende Kolonien von *Aphis sambuci* auf Hollundertrieben. Dabei ist der Umstand hervorzuheben, dass die ungeflügelten Weibchen nicht grün, sondern grünlich-gelb-kaffeebraun mit unregelmäßigen weißlichen Flecken gefärbt waren; auch die Nymphen waren von graugrünlich-gelber Farbe. Am 3. August bemerkte ich unter den Blättern geflügelte Sexuparae, welche Larven von geschlechtlichen Weibchen zum Teil bereits abgelegt hatten, zum Teil noch ablegten; ein Teil dieser letzteren war bereits beträchtlich herangewachsen und statt blassgelb, rostig-ziegelrot gefärbt. Um dieselbe Zeit fand ich an einigen im Schatten verborgenen grünen und auch grauen Trieben ziemlich starke Kolonien von Pflanzenläusen, bestehend aus ungeflügelten lebendiggebärenden Weibchen, Nymphen und geflügelten Weibchen. Letztere gingen von hier zum Teil auf die benachbarten Blätter über, wo sie Larven von geschlechtlichen Weibchen ablegten.

Die geflügelten Sexuparae waren um diese Zeit ziemlich groß, die Ende August und im September angetroffenen dagegen — meist von recht geringer Größe. Es findet demnach auch in bezug auf *A. sambuci* L., wie dies auch bei vielen anderen nicht von den Holzgewächsen migrierenden Arten der Fall ist, im Monat Juli eine Abschwächung in der Fortpflanzung ein. Geflügelte Männchen waren um diese Zeit noch nicht vorhanden. Offenbar erscheinen sie, wie dies auch sonst der Fall ist, später als die Sexuparae.

Es frägt sich nun, ob *A. sambuci* vom Hollunder auf irgendwelche Gramineen migriert? Einige meiner Beobachtungen und Versuche zeigen, dass *A. sambuci*, wenigstens teilweise oder bisweilen, auf die oberirdischen Teile und die Wurzeln von *Lychnis* (z. B. auf *L. pratensis* u. a.) übergehen kann.

Am 29. Juni a. St. fand ich im Warschauer pomologischen Garten an den Wurzeln einer an den Wegen wachsenden *Lychnis*-Art Kolonien, welche vorzugsweise aus ungeflügelten, seltener aus geflügelten Individuen bestanden, die im allgemeinen mit *A. sambuci* übereinstimmten. Zu Hause angekommen, las ich die Läuse sorgfältig von den *Lychnis*-Wurzeln ab und schloss statt ihrer Läuse

vom Hollunder mit den Wurzeln in ein Reagenzglas ein. Am nächsten Tage sah ich, wie diese letzteren an den Wurzeln von *Lychnus* saugten und Junge ablegten. Dasselbe Verhalten war auch am 31. Juni zu beobachten. *A. sambuci* scheint jedoch im Sommer nur auf einigen *Lychnis*-Arten vorzukommen, da diese Läuse auf anderen Arten nicht zu finden waren. Im Jahre 1903 fand ich eine kleine Kolonie, bestehend aus ungeflügelten Weibchen und Larven von *A. sambuci* an *Lychnis*-Arten am 6. Juni (Warschauer botanischer Garten).

Am 6. Juni 1907 legte ich in Bjelowesh einen Hollunderzweig mit zahlreichen Kolonien von *Aphis sambuci*, bestehend aus jungen und erwachsenen ungeflügelten parthenogenetischen Weibchen, auf Pflanzen von *Lychnis pratensis*, in der Voraussetzung, dass die Läuse auf die Wurzeln dieser Pflanze übergehen würden. Allein am darauffolgenden Tage bemerkte ich, dass fast alle Läuse auf die Stengel von *Lychnis* übergegangen waren und hier in ebenso dichten Kolonien saugten, wie zuvor auf dem Hollunder. In ihrer Nähe machten sich Ameisen eifrig zu schaffen. Am 14. Juni bemerkte ich unter den Läusen einige geflügelte Weibchen, allein alle Läuse waren um diese Zeit von geringerer Größe, ebenso wie dies auch auf dem Hollunder der Fall war. Sie hatten stark von Cecidomyidenlarven zu leiden, so dass ich, um ihrer gänzlichen Vernichtung durch letztere vorzubeugen, die *Lychnis*-Stengel abschnitt und zusammen mit den Läusen in Alkohol aufbewahrte. Im Freien jedoch habe ich *Aphis sambuci* niemals auf *Lychnis*-Stengeln angetroffen.

Um die Frage über die Migrationen von *A. sambuci* definitiv beantworten zu können, bedarf es noch weiterer Beobachtungen und Versuche. Jedenfalls geht *A. sambuci* bisweilen und vielleicht auch nur zufällig auf die Wurzeln von *Lychnis* über, wo diese Art sich wenigstens einige Zeitlang fortpflanzt. Wenn es sich herausstellen sollte, dass *A. sambuci* regelmäßige Migrationen vom Hollunder auf irgendwelche Kräuter ausführt, so werden wir jene sehr interessante Tatsache vor uns haben, dass sich auch auf den Hauptgewächsen zum Beschlusse einer ununterbrochenen Fortpflanzung geflügelte Sexuparae und geflügelte Männchen entwickeln können, welche bei den übrigen migrierenden Arten der Gruppe **Aphidina** nur auf den Zwischengewächsen zur Entwickelung gelangen.

Siphocoryne xylostei Schr. pflanzt sich im Sommer sowohl auf den Blättern mehrerer Geisblattarten (*Lonicera caprifolium*, *L. periclymenum*), deren beide Hälften dabei nach oben aufgerollt werden, und auf deren Blütenköpfchen, welche ebenfalls verkrüppelt werden,

1) Passerini, J. Aphididae Italicae. Archivio per la Zoologia. Vol II, fasc. 2, p. 161.

als auch auf den Dolden verschiedener Umbiliferen fort, wie z. B. auf dem Schierling (*Conium maculatum*). Offenbar können die Läuse sich auf *Lonicera* vom Frühjahre bis zum Herbst ununterbrochen fortpflanzen. Passerini fand dieselben im Mai und Juni, Kaltenbach dagegen vom Juli bis in den September hinein. Zum Schlusse entwickeln sich hier geschlechtliche Individuen. Am 1./4. Juni 1903 fand ich im Warschauer botanischen Garten aufgerollte Blätter verschiedener *Lonicera*-Arten, wobei im Inneren der Falten Nymphen und geflügelte Weibchen saßen; doch enthielten einige Blätter auch ungeflügelte Weibchen. Auf einem in der Nähe wachsenden *Conium maculatum* konnte ich jedoch um diese Zeit keine Pflanzenläuse dieser Art finden. Am 2. Juni legte ich mehrere Zweige von *Lonicera* mit Läusen auf Dolden von *Conium maculatum* und beobachtete am 7. Juni, wie Häufchen von *S. xylostei* an den Blütenstielen der 2. (oberen) Reihe saugten. Am 13./26. Juni fand ich ungeflügelte und geflügelte Läuse sowohl auf *Lonicera*, als auch auf *Conium*, auf letzterem in ungeheurer Anzahl. In diesem Falle waren die Läuse zum Teil herübergesetzt worden, zum Teil jedoch waren sie offenbar selbständig von *Lonicera* auf *Conium* herübergeflogen. Am 18. August war der Schierling bereits gänzlich eingetrocknet und es fanden sich natürlich keine Läuse mehr auf ihm; auf *Lonicera* dagegen fand ich Nymphen und geflügelte Weibchen in den aufgerollten Blättern, aber nur vereinzelt. Es unterliegt keinem Zweifel mehr, dass beim Eintrocknen der Doldenblütler *S. xylostei* entweder auf *Lonicera* oder auf andere, noch frische Exemplare von Doldenblütlern überfliegt. Es hat den Anschein, als ob *S. xylostei* sich auf *Lonicera* im Sommer weniger gut fortpflanzt als im Frühjahre und im Anfang des Sommers, während zur gleichen Zeit ungeheure Mengen dieser Läuse auf den Doldenblütlern beobachtet werden können. Auf den Doldenblütlern treten augenscheinlich keine geschlechtlichen Individuen von *S. xylostei* auf, sondern die schließlich zur Entwickelung gelangenden geflügelten Individuen fliegen auf *Lonicera* über. In dieser Richtung müssen noch Beobachtungen angestellt werden.

Siphocoryne capreae Fabr. pflanzt sich auf verschiedenen *Salix*-Arten (unterhalb der Blätter und an den Spitzen junger Triebe) ebenso erfolgreich fort, wie auf den Dolden verschiedener Umbiliferen. Passerini fand diese Pflanzenläuse im Mai, Kaltenbach im Mai und im Juli bis Ende September. Im Sommer habe auch ich diese Läuse sowohl auf Weiden, als auch auf Umbiliferen gefunden. Allein die Frage hat noch keine Lösung gefunden, ob auf den Doldenblütlern auch geschlechtliche Individuen auftreten, d. h. ob diese Art ihren ganzen Generationszyklus auf Doldenblütlern durchmachen kann. Wachsen die betreffenden Doldenblütler im Wasser, so werden die Läuse offenbar nicht während des Winters

auf denselben verbleiben können. Überhaupt trocknen einige Doldenblütler jedoch verhältnismäßig frühzeitig ein, so dass die Läuse von denselben auf andere Gewächse übergehen müssen. Dabei können dann die geflügelten Individuen auf *Salix*-Arten überfliegen. Mitte August (a. St.) 1907 fand ich auf *Conium maculatum* starke Kolonien von *Siph. capreae*, allein in diesen Kolonien erwiesen sich nur wenige erwachsene parthenogenetische Weibchen, während die Hauptmasse aus Nymphen bestand; geflügelte Weibchen waren auch in geringer Anzahl vorhanden. Augenscheinlich verließen diese letzteren bereits mit beendeter Entwickelung *Conium maculatum*, um auf andere Pflanzen, wahrscheinlich *Salix*-Arten, hinüberzufliegen.

Hyalopterus pruni Fabr. (*arundinis* Fabr.)[107]). Im Juni—August vermehrt sich diese Art beinahe ebenso stark unter den Blättern der Pflaumenbäume (*Prunus domestica* und auch *Pr. institia*), wie auf den Blättern von *Phragmites communis*, dabei entwickeln sich die ungeflügelten und geflügelten (parthenogenetischen) Weibchen gleichzeitig oder bisweilen erstere vorherrschend, besonders am Anfang ihres Erscheinens auf diesen oder jenen Pflanzen. Im September—Oktober kann man geflügelten Sexuparae, die Larven von geschlechtlichen Weibchen ablegen, erwachsene geschlechtliche Weibchen (kleine, mit 5gliedrigen Fühlern und mit verdickten Tibien der Hinterbeine) und geflügelten Männchen unter den Pflaumenblättern beobachten. Die geschlechtlichen Weibchen legen ihre grünlichen, mit einem weißen Anfluge bedeckten Eier dicht an den Knospen, in den Gabeln der Zweige und auch in den Rindenvertiefungen der Zweige ab. Die geflügelte Sexuparae und geflügelte Männchen auf Pflaumenblättern können auch nicht örtlicher Herkunft sein, sie können hierher von *Phragmites communis* geflogen sein. Anfangs Oktober (a. St.) 1907 fand ich in Bjelowesh auf *Phr. communis* Spuren der Blattläuse in Form eines weißen Anfluges oder Bestäubung auf den Blättern, wo sie sich früher vermehrt hatten. Auf einigen Blättern befanden sich noch kleine Kolonien der Blattläuse, bestehend hauptsächlich aus Nymphen von Sexuparae und Männchen, teilweise aus erwachsenen Sexuparae

107) Nur Fr. Walker (Descriptions of Aphides. Annales and Magazin of natural History. Ser. 2, T. V, 1850) vereinigt beide Arten von *Fabricius* (*H. pruni* und *H. arundinis*), allen übrigen Autoren (Kaltenbach, Koch, Passerini u. a. m.) sprachen von zwei Arten. Es ist interessant, dass Kaltenbach, Passerini, G. Del Guercio folgenden Unterschied zwischen *H. pruni* und *H. arundinis* festgestellt haben: bei der ersten Art ist das Schwänzchen grünlich, bei der zweiten – braun; im Gegenteil spricht Koch bezüglich der geflügelten Weibchen von *H. arundinis*: „Saftröhrchen und Afterstielchen grünlich, letzteres an der Spitze dunkler" (1857, p. 21). Deswegen kann man bemerken, dass die erwachsenen, sich kürzlich gehäuteten Individuen ein grünliches Schwänzchen haben, während sich bei zunehmendem Alter das Schwänzchen bräunt. Im allgemeinen ist es nicht möglich, einen Unterschied zwischen den Pflaumen- und Schilfgrasblattläusen festzustellen.

und geflügelten Männchen und zuweilen aus einzelnen ungeflügelten parthenogenetischen Weibchen (verhältnismäßig kleinen, mit 6gliedrigen Fühlern), welche noch Larven von Männchen hervorbrachten. Hier waren überhaupt keine geschlechtlichen Weibchen zu finden, ebenso auch keine Eier. Damals schnitt ich einen Pflaumenzweig mit Blättern ab, entfernte von hier die Blattläuse, tat sie in eine Flasche mit Wasser und setzte darauf auf die Blätter geflügelte Sexuparae, die ich von *Phr. communis* entnommen. Letztere fingen unter den Blättern der Pflaume an zu saugen und kleine Häufchen Larven von geschlechtlichen Weibchen abzulegen. In dieser Verfassung hielten sie sich einige Tage, wobei sich die geschlechtlichen Weibchen häuteten.

Auf Grund der geschilderten Beobachtungen ist es klar, dass die Blattläuse genannter Art auf *Phr. communis* nur erscheinen, nachdem sie hierher von der Pflaume geflogen waren. — Auf den Pflaumen erscheint *H. pruni* verhältnismäßig spät. So fand ich am 30. April (a. St.) 1899 im Warschauer pomologischen Garten noch nicht Blattläuse unter den Pflaumenblättern. Nach Koch erscheinen Fundatrices unter den Blättern der Pflaume erst „gegen das Ende des Monats Mai und in der ersten Hälfte des Monats Juni" (1857, p. 22). Auf *Phr. communis* erscheint nach demselben Autor diese Art „in der Endhälfte des Monats Juni" (p. 22).

So kann der ganze Generationszyklus von *Hyalopterus pruni* sich nur auf Pflaumenbäumen beschränken; aber gewöhnlich migriert die Art auf *Phr. communis*, wo sie sich oft sehr stark vermehrt. Aber auf diesen letzteren Pflanzen werden von geflügelten Sexuparae nicht geschlechtliche Weibchen abgelegt.

Hyalopterus trirhodus Walk. (*aquilegiae* Koch.). Passerini fand diese Läuse im Sommer unter den Blättern von *Aquilegia vulgaris*, im Herbste dagegen unter den Blättern von *Rosa*. Etwa um den 20. Mai (a. St.) 1898 fand ich im Warschauer botan. Garten unterhalb der Blätter von *R. centifolia* die ungeflügelten Weibchen und deren Larven von *H. trirhoda*, — am 6. Juni dagegen außer ungeflügelten auch noch geflügelte Weibchen. Gegen Mitte Juli desselben Jahres fand ich diese Pflanzenläuse auch unter den Blättern von *Aquilegia*, doch meist nur ungeflügelte Individuen, obgleich mir bisweilen auch geflügelte Weibchen zu Gesicht kamen. Am 24. August 1903 legte ich auf einen Rosenzweig unter einer Glasglocke mit Läusen besetzte Blätter von *Aquilegia*; diese Läuse gingen auf die Rosenblätter über und lebten hier bis zum 2. September. Im Herbste kann man unter den Blättern der Rosensträucher geflügelte Sexuparae, von diesen abgelegte geschlechtliche Weibchen sowie geflügelte Männchen antreffen. Unter welchen Umständen die Läuse um diese Zeit auf *Aquilegia* lebten, ist noch nicht aufgeklärt worden; ebenso ist das Leben der Läuse unter den Blättern von Rosen

während des ganzen Sommers noch nicht untersucht worden. Sehr interessant sind die Beobachtungen von Koch über die Blattläuse auf *Aquil. vulgaris.* „Gegen das Ende des Monats Mai erscheinen die Altmütter der gegenwärtigen Spezies auf der Akeley, *Aquil. vulgaris*, vereinzelt auf der unteren Blattseite sitzend. In den ersten Tagen des Monats Juni folgen diesen die geflügelten Mütter in geringerer Zahl einzeln oder in Gesellschaft der ungeflügelten. Larven sind alsdann häufig zu sehen, die entweder von ersteren oder letzteren abgesetzt wurden" (1857, p. 19). Die Beobachtungen von Koch lassen vermuten, dass auch auf *Aquil. vulgaris* die geschlechtlichen Weibchen erscheinen können, und folglich auch die überwinternden Eier; weshalb man *H. trirhodus* als gewöhnliche polyphage Art ansehen kann.

Während bei *A. evonymi* auf dem Spindelbaum augenscheinlich keine ununterbrochene Fortpflanzung auf diesen Gewächsen im Verlaufe der gesamten Sommerperiode stattfindet, so kann man bei *Siphocoryne xylostei*, *S. capreae* und bei *Hyalopterus pruni* (*arundinis*) eine ununterbrochene Fortpflanzung auf deren Hauptgewächsen bis zum Auftreten der geschlechtlichen Individuen beobachten; allein gleichzeitig findet auch eine Migration auf krautartige Gewächse statt, und von hier aus, gegen das Ende der Vegetationsperiode dieser Gewächse, eine Rückwanderung auf die Hauptgewächse. Derartige Erscheinungen sind vielleicht, wenigstens zum Teile, auch anderen, gleichzeitig holz- und krautartige Gewächse bewohnenden Arten eigentümlich, so z. B. *Siphonophora ulmariae* Schr., *Hyalopterus trirhodus.* Wie wir in einem späteren Aufsatz sehen werden, kommt derartigen Erscheinungen in der Fortpflanzung der Pflanzenläuse eine ganz besondere Bedeutung für die Lösung der Frage über die Entstehung der regelmäßigen Migrationen bei den Pflanzenläusen zu.

Berichtigungen.

Seite 566 Zeile 33 von oben ist statt u. a.])[2]) zu setzen: u. a.])[3]).
„ 567 „ 19 von unten ist statt 1) zu setzen: 3).
„ 567 „ 10 von unten ist statt 2) zu setzen: 1).
Zu Seite 567 gehört noch die Anmerkung 2):

2) Boveri, Th. Befruchtung, in Merkel's und Bonnet's Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte. Bd. 1, 1891, p. 386ff.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der kgl. bayer. Hof- u. Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Alphabetisches Namenregister.

I.

J.

K.

L.

W.

Y.

Z.

Alphabetisches Sachregister.

A.

B.

S.

T.

U.

V.

W.

Z.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von
Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**
Professor der Botanik Professor der Zoologie
in München,
herausgegeben von
Dr. J. Rosenthal
Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XXVII. Bd. 1. Dezember 1907. № 24.

Leipzig.
Verlag von Georg Thieme.
Rabensteinplatz 2.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig.

K. B. Hof- und Univ.-Buchdruckerei von Junge & Sohn in Erlangen.

OVERNIGHT